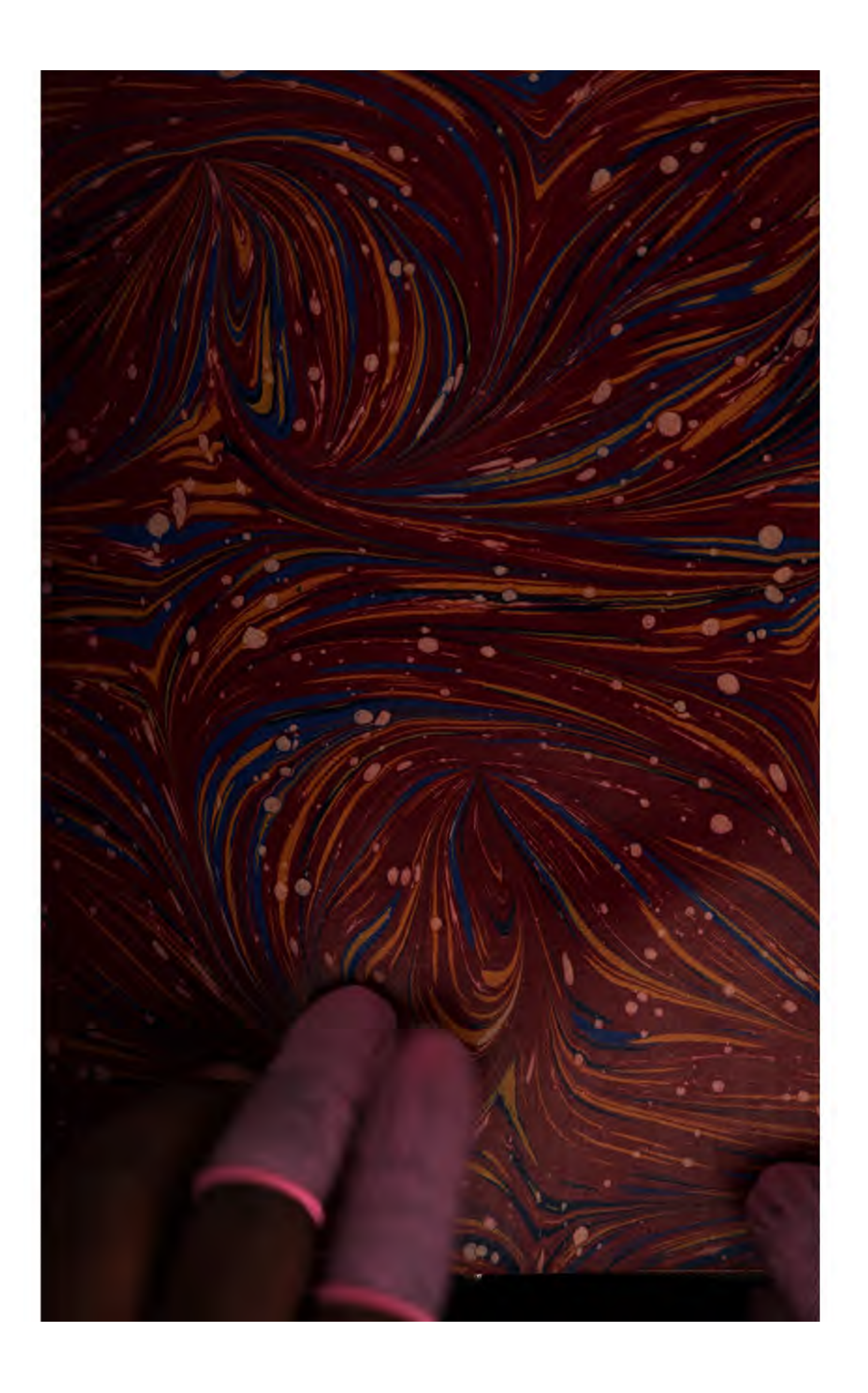
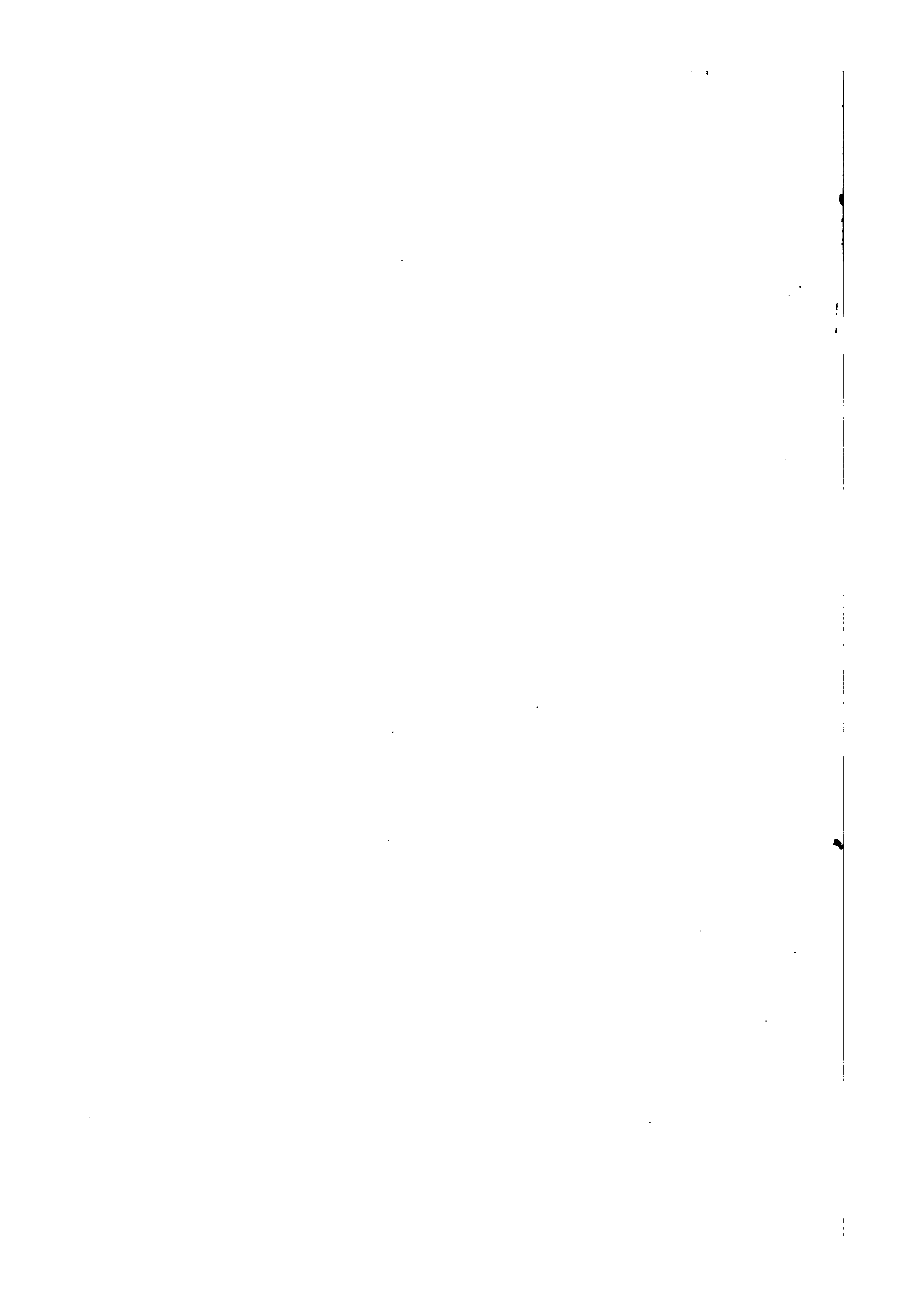



PRESS G. 119.
SHELF a.
Nº 23




600019984.



GRUNDRISS

DER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES MENSCHEN

UND

DER HÖHEREN TIERE.

FÜR STUDIERENDE UND ÄRZTE

VON

ALBERT KÖLLIKER

PROFESSOR DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG.

ZWEITE UMGEARBEITETE AUFLAGE

MIT 299 HOLZSCHNITTEN UND EINER FARBENTAFEL.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1884.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die zweite Auflage dieses Grundrisses unterscheidet sich von der ersten namentlich dadurch, dass im Interesse Vorgerückterer auch die vergleichende Entwickelungsgeschichte herangezogen und vor allem auf S. 127—138 ein Abriss der allgemeinen Bildungsgesetze der Wirbeltiere gegeben wurde. Andere Hinweise auf dieses Gebiet finden sich auf S. 77 (Kiemenspalten), S. 107 (Bildung der serösen Hülle), S. 210—213 (Schädelbildung), S. 223 (Steigbügel), S. 245 (Hypophysis), S. 269 (Seitennerv), S. 301 (*Ductus naso-lacrymalis*).

Im übrigen wurde den ungemein zahlreichen Arbeiten und neuen Erfahrungen auf dem Gebiete der Embryologie möglichst Rechnung getragen, doch vermochte ich nicht die Überzeugung zu gewinnen, dass der allgemeine Standpunkt, den ich bisher eingenommen, unrichtig sei, wie auf Seite 6 und 7 kurz dargelegt ist. Die Einzelheiten anlangend, welche diese Auflage enthält, ist das von dem größten Belange, was His zur Kenntnis junger menschlicher Embryonen beigetragen hat, sowie die Arbeiten der auf S. 7 genannten Forscher. Ich selbst habe vor allem eine Reihe von Erfahrungen über die Organe menschlicher Embryonen von 4—12 Wochen beigefügt, sowie

neue Studien über die erste Entwickelung des Kaninchens. Von den 21 neuen Holzschnitten beziehen sich Fig. 2, 9, 13, 20, 23, 24, 29, 46 auf das Hühnchen, Fig. 63, 69, 70, 71, 73, 89, 93 auf das Kaninchen, Fig. 120, 126, 174, 175, 287, 288 auf den Menschen.

Würzburg im September 1884.

A. Kölliker.

Inhalt.

Zweiter Hauptabschnitt.

Von der Entwickelung der Organe und Systeme.

I. Entwickelung des Knochensystemes.

II. Entwickelung des Nervensystemes.

III. Entwickelung der Sinnesorgane.

A. Auge.

Seite

VIII. Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane.

Einleitung.

Begriff der Entwickelungsgeschichte. Einteilung derselben. Kurzer Abriss der Geschichte dieser Wissenschaft. Litteratur.

Begriff der Entwickelungsgeschichte.

Die Entwickelungsgeschichte oder Embryologie, wie sie auch minder zweckmäßig genannt wird, ist eine morphologische Wissenschaft und hat als Endziel die Darlegung der Gesetze, nach denen die Gestaltung der organischen Wesen entstanden ist.

Im einzelnen zerfällt die Entwickelungsgeschichte der Tiere ebenso wie die der Pflanzen in zwei Hauptabschnitte:

1) in die Entwickelungsgeschichte der Einzelwesen oder Individuen (Ontogonie, Haeckel) und

2) in die Entwickelungsgeschichte der Organismenreihen (der Gattungen, Ordnungen, Klassen und des gesamten Tierreiches) oder die Stammesgeschichte (Phylogonie, Haeckel; Zoogonie, Phytogonie).

Geschichte der Embryologie.

Die Entwickelungsgeschichte ist eine Wissenschaft der neueren Zeit, denn wenn auch das Altertum embryologischer Kenntnisse nicht ganz entbehrte und namentlich Aristoteles, dieser größte Naturforscher der alten Kulturvölker, eine Menge feiner Beobachtungen über die Zeugung und Entwickelung der Tiere uns überliefert hat, so treten doch zusammenhängende, vollständigere Darstellungen erst im Mittelalter auf. Die bedeutendsten unter diesen im 17. Jahrhundert sind die Arbeiten von Fallopia (1600) und M. Malpighi (1687) über das Hühnchen, neben denen noch A. Spigelius (1631), C. Needham (1667) und Ruysch in betreff des Menschen und der Säugetiere, Harvey (1652; *Omne vivum ex ovo*), Regner de Graaf († 1673; Follikel im Eierstock), Swammerdam († 1685; Furchung beim Frosche) und Leeuwenhoek (1690; Samentierchen) zu nennen sind.

(Randnotizen: Aristoteles. — Mittelalter.)

ALBIN. HALLER. Das 18. Jahrhundert hat neben ALBINUS (*Icones ossium foetus*) und A. v. HALLER (Entw. der Knochen und des Herzens) einen Mann erzeugt, von dem wir mit Recht die wissenschaftliche Embryologie datieren, KASPAR FRIEDRICH WOLFF (geb. 1733 in Berlin, gest. 1794 als Akademiker in Petersburg). In seinen zwei Hauptarbeiten: *Theoria generationis* 1759 und *De formatione intestinorum* 1768 u. 1769, hat WOLFF nicht nur bedeutungsvolle allgemeine Betrachtungen angestellt (Verteidigung der Epigenese gegenüber der Evolutionstheorie u. s. w.) und die Entwickelung des Hühnchens in einer Weise bearbeitet, wie dies noch nicht geschehen war, sondern auch zum ersten Male ein zusammengesetztes Organ, wie den Darmkanal, auf eine einfache blattförmige Anlage zurückgeführt, was ihn schließlich zu der Vermutung brachte, dass alle Hauptsysteme des Körpers aus einfachen blattförmigen Anlagen hervorgehen. Durch diese wenigstens einem Teile nach durch Thatsachen begründete Hypothese ist WOLFF der erste Vorfechter der sogenannten Blättertheorie geworden, welche dann durch PANDER und v. BAER ihre wissenschaftliche Begründung und durch REICHERT und REMAK ihre weitere Ausbildung fand.

WOLFF.

Blättertheorie. Mit dem Namen Blättertheorie bezeichnet man die Lehre, der zufolge alle Hauptsysteme des Körpers aus einfachen blattförmigen Anlagen hervorgehen, welche aus dem befruchteten Eie sich bilden. Da der Hühnerembryo, der von altersher der Ausgangspunkt der embryologischen Untersuchungen war, leicht nachweisbarer Weise an der Stelle des Hahnentrittes aus dem scheibenförmigen Keime hervorgeht und zur Zeit, in der die ersten Gefäße sichtbar werden, noch bestimmter die Form einer rundlichen Platte besitzt, so lag es sehr nahe, blattförmige Bildungen als Ausgangspunkt für die Gestaltung des embryonalen Leibes aufzustellen. Ganz andere Schwierigkeiten machte dagegen der Nachweis, einmal, wie die einfache blattförmige Anlage zu den späteren Organen und Systemen sich gestaltet, und zweitens, dass dieselbe aus mehreren Schichten von typischer Bedeutung, den sogenannten Keimblättern, besteht. In letzter Beziehung gelang CHRISTIAN PANDER hier in Würzburg unter der Leitung DÖLLINGERS in seiner Dissertation (*Hist. metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit, Wirceburgi* 1817) und in seinem Beitr. zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eie (Würzburg 1817) zuerst der Nachweis von 3 Keimblättern, die er von außen nach innen das seröse Blatt, die Gefäßschicht und das Schleimblatt nannte, und KARL ERNST V. BAER, ebenfalls einem Schüler DÖLLINGERS und teilweisen Zeugen der PANDERSchen Untersuchungen, war es dann vorbehalten, die Keimblätter noch genauer zu bestimmen und namentlich auch deren Umgestaltungen in ein bestimmtes Licht zu

PANDER. DÖLLINGER. v. BAER.

setzen (Über Entwickelungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion, Teil I 1828, Teil II 1837).

Durch dieses Werk ist v. BAER in der glänzendsten Weise in die Fußtapfen WOLFFS und PANDERS getreten, und darf dasselbe sowohl wegen des Reichtums und der Vortrefflichkeit der Thatsachen als auch der Gediegenheit und Größe der allgemeinen Betrachtungen halber unbedingt als das beste bezeichnet werden, was die embryologische Litteratur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat.

Die Leistungen BAERS im einzelnen so namhaft zu machen, wie sie es verdienen, ist hier ganz unmöglich, und beschränke ich mich auf folgendes. Das Thatsächliche anlangend, so geben seine Arbeiten einmal die erste vollständige und bis ins einzelne durchgeführte Untersuchung über die Entwickelung des Hühnchens und stellen zweitens auch diejenige der übrigen Wirbeltiere in einer Weise dar, wie sie noch nicht dagewesen war, so dass er als der eigentliche Schöpfer der vergleichenden Embryologie zu betrachten ist. Wollte man VON BAERS Entdeckungen besonders hervorheben, so müsste man System für System, Organ um Organ aufzählen, indem sein Scharfblick und seine Ausdauer überall Neues zu Tage förderte, und begnüge ich mich daher damit, als wichtigste Funde die des wahren Ovulum der Säugetiere (*De Ovi mammal. et hominis genesi, Lipsiae* 1827), der *Chorda dorsalis* und der Entwickelung des Amnion und der serösen Hülle zu erwähnen. Ebenso groß wie in der Beobachtung war v. BAER auch in seinen Reflexionen, und gebe ich in folgendem eine kurze Skizze seiner theoretischen Auffassungen.

Nach v. BAER ist der Keim in der ersten Zeit wohl an seinen Oberflächen von verschiedener Beschaffenheit, außen glatt, innen mehr körnig, aber nicht in Schichten spaltbar und namentlich in seinem Innern nicht differenziert. Später erst macht sich eine Trennung in zwei Lagen bemerklich, eine animale und vegetative, in der Art, dass erst die Oberflächen sich sondern und dann auch die anfangs indifferente Mitte in eine obere und untere Lamelle sich spaltet, so dass dann jede Hauptlage aus zwei Schichten besteht, die animale aus der Hautschicht und der Fleischschicht und die vegetative aus der Gefäßschicht und der Schleimschicht. Aus diesen Schichten entwickeln sich dann in zweiter Linie, was v. BAER Fundamentalorgane nennt (Bd. I Scholion III S. 153 und Scholion IV S. 160; Bd. II S. 67 u. fg.), welche nach ihm die Form von Röhren haben. So bildet die Hautschicht die Hautröhre und die Röhre des centralen Nervensystems, von welch letzterer v. BAER zwar die allererste Entwickelung nicht verfolgt hat, aber doch aus guten Gründen

in sehr bemerkenswerter Weise ihr Hervorgehen aus den mittleren Teilen der Hautschicht annimmt (I S. 154, 165, 166; II S. 68 Anm.). Aus der Fleischschicht entsteht die Doppelröhre des Knochen- und Muskelsystems mit der unpaaren knöchernen Achse, die Gefäß- und Schleimschicht endlich formen einmal in Verbindung miteinander die Röhre des Darmkanals und außerdem die erstere allein die freilich verwachsende Röhre des Gekröses. Aus diesen wenigen fundamentalen Röhren entwickeln sich dann zugleich mit histologischen Sonderungen und morphologischen Differenzierungen in der äußeren Gestaltung alle späteren Organe des Körpers, in welcher Beziehung besonders hervorgehoben zu werden verdient, dass v. Baer die Sinnesorgane zur Nervenröhre, dann die Speicheldrüsen, Leber, Pankreas, Lungen zur Darmröhre, endlich das Herz, das dem Gekröse homolog gesetzt wird, die Nebennieren, Schilddrüse, Thymus, Milz, Wolffschen Körper, die echten Nieren und die Geschlechtsdrüsen, wenigstens bei den Vögeln, zum Gefäßblatte stellt und von demselben ableitet.

Neueste Zeit.

Nachdem so die Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im 2. und 3. Dezennium unseres Jahrhunderts ihre erste wissenschaftliche Begründung und eine mustergültige Vollendung im einzelnen gefunden hatte, wurde sie endlich, im Zusammenhange mit den Entdeckungen Schwanns über die elementare Zusammensetzung der Tiere, in das Stadium geführt, in dem sie jetzt noch sich befindet, in welchem das Bestreben der Forscher darauf hinausgeht, die Keimblätter und Fundamentalorgane v. Baers auf ihre histologischen Elemente zurückzuführen und den Nachweis ihres Zusammenhanges mit der Eizelle zu liefern, mit einem Worte, die ganze Entwickelungsgeschichte histologisch zu begründen. Da die wichtigsten, hier in Betracht kommenden Momente in diesem Werke ausführlich zur Besprechung kommen werden, so soll hier nur noch in Kürze über die Hauptgesichtspunkte gehandelt werden, die bei den embryologischen Untersuchungen unserer Tage sich als maßgebend erwiesen haben.

Elementare Vorgänge bei der Entwickelung.

Erstens die Zurückführung der Keimblätter auf die Eizelle anlangend, so hat sich ergeben, dass die letztere, nach einer eigentümlichen Vermischung des männlichen befruchtenden Elementes oder der Samenfäden mit Teilen des Eies, durch fortgesetzte Zellenbildung, die meist als Zellenteilung in Gestalt der sogenannten Furchung auftritt, eine große Zahl von hüllenlosen kernhaltigen Elementen (Protoblasten) erzeugt. Diese bilden durch besondere Anordnung die Keimblätter und liefern in ununterbrochener Formfolge, ohne dass durch

selbständige Zellenbildung andere Elemente dazu kämen, alle späteren Elementarteile des fertigen Geschöpfes.

Entwickelung der Keimblätter.

Zweitens wurde die Entstehung der Keimblätter selbst und ihre Umbildung in die späteren Organe der Gegenstand vieler und sorgfältiger Untersuchungen, unter denen vor allen die von REMAK lange Zeit hindurch die maßgebenden waren. Nach REMAK (Unters. üb. d. Entw. d. Wirbeltiere 1850—55) besteht die Keimhaut des Hühnchens am gelegten Eie aus zwei Schichten, zu denen dann noch ein mittleres Blatt hinzukommt, welches von dem ursprünglichen unteren Blatte sich abzweigt. Aus diesen drei Keimblättern entstehen alle Organe und Systeme des Körpers, und zwar liefert das äußere oder sensorielle Keimblatt die Epidermis und das zentrale Nervensystem, außerdem die Linse im Auge, das Epithel der Gehörblase, die zelligen Elemente aller Hautdrüsen, die nervösen Apparate des Auges samt der Aderhaut und den nervösen Teil des Geruchsorgans. Aus dem mittleren oder motorisch-germinativen Blatte entstehen das Knochen- und Muskelsystem, sowie die peripherischen Nerven, ferner alle bindegewebigen Teile und Gefäße mit Ausnahme derer des zentralen Nervensystems, die sogenannten Blutgefässdrüsen, die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen. Aus dem inneren Keimblatte endlich oder dem Darmdrüsenblatte lässt REMAK das gesamte Darmepithel hervorgehen, ferner die Epithelien aller Darmdrüsen (Lungen, Leber, Pankreas etc.) sowie der Nieren. — Somit besteht nach REMAK im allgemeinen der Keim aus zwei epithelialen Blättern und einer Bindegewebe (Knorpel, Knochen), Gefäße, Muskeln und Nerven enthaltenden mittleren Lage, die in Verbindung mit den beiden andern Lagen die Haut und die Schleimhäute und alle Drüsen liefert, eine Aufstellung, bei welcher allerdings einige Ausnahmen das Gesamtbild trüben, wie die, dass das äußere Keimblatt auch die Gefäße der nervösen Zentralorgane und der Aderhaut liefern soll und das mittlere Keimblatt Nerven und Drüsenepithelien (Urnieren, Sexualdrüsen). Nichtsdestoweniger wurde die REMAKsche Keimblättertheorie allgemein mit großem Enthusiasmus aufgenommen, und mit Recht, denn dieselbe verbreitete zuerst ein helleres Licht über den Bau und die Verwertung der Keimblätter und die histologischen Beziehungen derselben zu den Organen und Systemen des fertigen Organismus.

An den Hauptzügen dieser REMAKschen Keimblättertheorie haben bis auf die neueste Zeit fast alle Forscher festgehalten, wenn auch schon im einzelnen manches anders gestaltet wurde, in welcher Beziehung vor allem der von mir versuchte Nachweis, dass bei den höheren Wirbeltieren das mittlere Keimblatt vom äußeren Keimblatte abstammt, her-

vorzuheben ist, ferner die His und Balfour geglückte Entdeckung, dass das äußere Keimblatt das gesamte Nervensystem liefert. Wesentlich Neues hat eigentlich nur Ein Forscher aufzustellen versucht und zwar His (Unters. ü. d. erste Anlage des Wirbeltierleibes 1868). Der Grundgedanke von His ist der, dass der Embryo des Hühnchens nicht einzig und allein aus der Keimscheibe des gelegten Eies sich aufbaut, wie fast alle Embryologen vor ihm angenommen hatten, sondern auch aus einem Teile des weißen Dotters. Aus der Keimscheibe entwickelt sich nach His das gesamte Nervengewebe, das Gewebe der quer gestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der (echten) Epithelien und der Drüsen. Aus den Elementen des weißen Dotters geht das Blut hervor und das Gewebe der Bindesubstanz. Die erstere Anlage nennt His Hauptkeim oder Archiblast und nach seiner hervorragendsten physiologischen Leistung Neuroblast; die zweite heißt Nebenkeim oder Parablast, auch Haemoblast. Diese Lehre, die auf neue Studien über die Entwickelung der Primitivorgane des Keimes sich gründet, stützte His auch noch dadurch, dass er den Nachweis versuchte, dass auch der weiße Dotter des Hühnereies aus Zellen besteht und dass das ganze Ei aus einer doppelten Quelle stammt. Nach den Auseinandersetzungen von His ist nämlich beim Hühnereie das Keimbläschen und das Material der Keimschicht archiblastischen Ursprungs und hat den Wert einer Drüsenzelle, während der Dotter von parablastischen Teilen, d. h. von eingewanderten Bindesubstanzzellen des Eierstockes abzuleiten ist.

His.

Diese Darstellung von His, obschon geistreich durchgeführt und scheinbar durch viele vortreffliche Beobachtungen gestützt, hat bis jetzt bei keinem Forscher volle Zustimmung gefunden, und war namentlich ich genötigt, mich dagegen zu erklären, dass irgend ein Teil des weißen Dotters des Hühnchens an dem Aufbaue des Embryo einen direkten Anteil nehme, welcher Ansicht in neuerer und neuester Zeit viele andere Autoren sich anschlossen. Mittlerweile hat auch His seine Anschauungen insoweit geändert, als er nunmehr die Beteiligung des weißen Dotters an der Bildung des Embryo weniger betont und das Hauptgewicht darauf legt, dass das Blut, die Blutgefäße und die Bindesubstanzen aus einem besonderen embryonalen Primitivorgane sich anlegen, das in der Area vasculosa seinen Sitz habe. In letzterer Beziehung haben Waldeyer und Rauber an His sich angeschlossen, wogegen ich selbst ein solches Primitivorgan (Parablast His, Waldeyer; Desmalblatt Rauber) nicht annehmen konnte und wie Remak die Bildung der Bindesubstanzen in das ganze mittlere Keimblatt verlegte. Nur in

einer Beziehung konnte ich His recht geben, wenn er die Bildung des Blutes und der Gefäße in dem Randteile der Keimhaut vor sich gehen und die Gefässe von hier aus in den Embryo hineinwachsen lässt. (Man vergl. His in seiner Zeitschr. 1876, 77 und 1882; Waldeyer, Archiblast und Parablast im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22; Rauber, Die Entw. der Gewebe und die histol. Systeme in Ber. d. nat. Ges. zu Leipzig 1883; Koelliker, Die embryon. Keimblätter und die Gewebe in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40; Kollmann in Biol. Centralbl. III und Recueil zool. suisse 2.)

Weitere Untersuchungen über die Keimblätter führten Götte, mich selbst und O. Hertwig zu der von den Remakschen Ansichten abweichenden Annahme, dass dieselben nur für die morphologischen Vorgänge Wert haben und keine histiologischen Primitivorgane sind, sondern potentia und zum Teil actu die Fähigkeit besitzen, verschiedene Gewebe aus sich hervorzubilden. Diese Behauptung findet eine immer bessere Begründung in den vergleichenden Studien der neuesten Zeit, welche namentlich darthun, dass das Muskelgewebe und Epithelialgewebe aus allen drei Keimblättern entstehen kann und dass das innere Keimblatt gewisser Tiere (Amphioxus) alle histologischen Funktionen des mittleren Blattes anderer zu übernehmen imstande ist. Diese vergleichend embryologischen Untersuchungen sind überhaupt bezeichnend für unsere Zeit, und sind nachstehende Forscher als diejenigen zu bezeichnen, die in neuerer Zeit dieses Feld am eifrigsten bebaut haben:

in England: Balfour, Fraser, Heape, Huxley, Ray Lankester, Milnes Marshall, Parker, Schäffer, Scott, Sedgwick, Turner, Weldon, Whitman;

in Russland: Bobretzki, Kowalewsky, Metschnikoff, Owsjannikof, Repiachoff, Salensky, Ussow;

in Belgien: Bambeke, E. v. Beneden; Fol in der Schweiz; Hoffmann in Holland;

in Frankreich: Balbiani, Barrois, Cadiat, Dareste, Duval, Hallez, Lacaze-Duthiers;

in Italien: Ercolani, Romiti;

in Deutschland und Oesterreich: B. Benecke, Braun, Claus, A. Dohrn, M. Fürbringer, Gasser, Haeckel, Hatschek, Hensen, O. Hertwig, His, Kupffer, Lieberkühn, W. Müller, Öllacher, Rauber, Schenk, Selenka, Semper, Strahl, Weismann.

Endlich erwähnen wir noch die Leistungen der neueren Embryologie mit Bezug auf die Entwickelungsgesetze. Hier ist vor allem der Darwinismus zu nennen, der durch gewisse seiner Vertreter, vor

Entwickelungsgesetze.

allen durch E. Haeckel, den Nachweis versucht hat, dass die Entwickelungsgeschichte der Einzelwesen oder die Ontogonie nichts anderes sei als eine kurze Rekapitulation der Stammesgeschichte oder Phylogonie und einzig und allein aus dieser sich erkläre. Anpassung und Vererbung sind von diesem Standpunkte aus die Triebfedern der Stammesgeschichte, und da jedes einzelne Wesen in seiner Entwickelung, wie Haeckel behauptet, nur die Stammesgeschichte wiederholt, so kann man auch einfach sagen: »die Phylogenese sei die mechanische Ursache der Ontogenese«. Andere, obschon auch Anhänger einer Deszendenzlehre, die die höheren Organismen von einfacheren abstammen lässt, sind wie ich der Ansicht, dass die Darwinsche Anpassungslehre nicht genügt, um die Umbildungen der niederen Formen zu erklären, und behaupten, dass die Entwickelungsgesetze der Organismen noch gänzlich unbekannt seien (s. m. Entw. 2. Aufl. S. 377. § 29). Von dieser Seite wird, im Gegensatze zu der Darwinschen allmählichen Umbildung der Organismen ineinander, eine sprungweise Umgestaltung angenommen und eine mit vielen Urformen beginnende (polyphyletische) Entwickelung für wahrscheinlicher gehalten als eine von einer einzigen Urform ausgehende (monophyletische) Abstammung der Lebewesen.

Ganz anderer Art ist der Versuch von His, die ganze Ontogonie auf mechanische Verhältnisse zu begründen, dem wir schon in seinem großen Werke begegnen und der auch in einer zweiten Schrift (Unsere Körperform, Leipzig 1875) wiederum mit Energie verteidigt wird. Die Hypothese von His, dass der ganzen Entwickelung des Körpers verhältnismäßig sehr einfache mechanische Momente (Spannungen von elastischen Platten infolge wechselnder Wachstumsgrößen gewisser Teile, Faltungen derselben infolge von Widerständen u. s. w.) zu Grunde liegen, verdient nicht bloß deshalb alle Beachtung, weil sie der erste Versuch ist, die Formbildung im Sinne der neueren Naturforschung logisch zu begründen, sondern weil sie auch unstreitig viel Wahres an sich trägt. Ich habe jedoch His gegenüber hervorheben müssen (Entw. 2. Aufl. S. 396), dass jedes Wachstum von Organismen in erster Linie und wesentlich aus dem Wachstume ihrer Formteilchen herzuleiten sei, eine Aufstellung, der auch Rauber im wesentlichen sich angeschlossen hat (Morphol. Jahrb. Bd. 6 S. 1—22). Nichtsdestoweniger ist anzuerkennen, dass die mechanische Seite der Entwickelungsvorgänge bisher viel zu wenig gewürdigt worden ist, und haben wir es His zu danken, dass er zu erneutem Studium derselben die Anregung gegeben hat.

Wichtigste embryologische Litteratur.

A. Handbücher.

Valentin, Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835.
Bischoff, Entwickelungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842.
H. Rathke, Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861.
A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1. Aufl. Leipzig 1861, 2. Aufl. 1879. Französische Übersetzung 1882.
Schenk, Lehrbuch der vergl. Embryologie der Wirbeltiere. Wien 1874.
M. Foster und F. M. Balfour, The elements of embryology. Part. I. (Hübnchen) London 1874, auch in Übersetzung durch Kleinenberg. Leipzig 1876.
W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
Romiti, Lezioni di Embryogenia umana e comparata dei vertebrati. P. I. Embr. generale. Siena 1881. P. II 1. Syst. nervoso 1882.
F. M. Balfour, Comparative Embryology. Vol. I. London 1880, Vol. II 1881. Deutsch Jena 1. Bd. 1880, 2. Bd. 1881.

Ferner sind zu erwähnen die Darstellungen der Embryologie in den Handbüchern der Physiologie von J. Müller, Burdach, R. Wagner, Funke, Brücke, Longet, A. Fick (Ph. Stöhr), in der Anatomie von Sappey (3. Edit. Vol. IV p. 821—944. Paris 1879), in der Anatomie von Quain, neueste Auflage, im Handwörterbuche der Physiologie von Wagner durch Bischoff, und W. Preyer, Spezielle Physiologie des Embryo, 1. und 2. Lief. 1883. 84.

B. Entwickelungsgeschichte des Menschen.

Hunter, Anatomia uteri humani gravidi. London 1775.
Sömmering, Icones embryonum human. Francof. 1799.
Seiler, Die Gebärmutter und das Ei des Menschen. Dresden 1831.
Bréschet, Études anatomiques sur l'oeuf humain. Paris 1832.
Velpeau, Embryologie ou Ovologie humaine. Paris 1833.
Erdl, Die Entwickelung der Leibesform des Menschen. Leipzig 1846.
Coste, Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. 1847—59. Pl. I—XII.
A. Ecker in den Icones physiologicae. 2. Aufl. 1851—59. Taf. XII—XXXI.
His, Anatomie menschlicher Embryonen. I. Embryonen des ersten Monates mit einem Atlas. Leipzig 1880. II. Gestalt und Größenentwickelung bis zum Schlusse des 2. Monates, 1882.
Henke, Zur Anatomie des Kindesalters, im Handbuche der Kinderkrankheiten von Gerhardt. Bd. I.
A. Kölliker, Zur Entw. des Auges und Geruchsorgans menschl. Embryonen 1883.

C. Entwickelungsgeschichte der höheren Tiere.

1. Große vollständige Werke.

von Baer, Über Entwickelungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion. 2 Th. Königsberg 1828 und 1837.

Rathke, Entwickelungsgeschichte der Natter 1839, der Schildkröten 1848 und der Krokodile 1866.

Reichert, Entwickelungsleben im Wirbeltierreiche 1840 und Entwickelung des Meerschweinchens 1862.

Bischoff, Entwickelungsgeschichte des Kaninchens 1842, des Hundeeies 1845, des Meerschweinchens 1852 und Abh. der Bayr. Akademie II. Kl. Bd. X, und des Rehes 1854.

Remak, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1850—55.

W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig 1868.

C. Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1874.

Balfour, The development of the Elasmobranch fishes. London 1878.

2. Monographien der neueren Zeit.

Hier nenne ich die Untersuchungen über Säugetiere von Hensen (Meerschweinchen und Kaninchen), E. v. Beneden (Kaninchen), E. A. Schäfer (Meerschweinchen), A. Kölliker (Kaninchen), Selenka (Nagetiere), Kupffer (Arvicola), Lieberkühn (Keimblätter), Heape (Meerschweinchen), Fraser (Nager). Ferner sind zu erwähnen die Arbeiten von Gasser (Primitivstreifen), M. Braun (Wellenpapagei), O. Hertwig (das mittlere Keimblatt), O. und R. Hertwig (die Coelomtheorie), Kupffer (Reptilien, Gastrulation), Strahl (Reptilien), Duval (Vögel), Koller (Keimblätter), Ph. Stöhr (Schädelbildung), Born (Ductus naso-lacrymalis, Kiemenspalten), Stieda (Kiemenspalten), v. Wijhe (Nerven und Somiten der Selachier), Uskow (Coelom), Toldt (Peritonaeum), Ruge (Sternum), Löwe (Nervensystem), M. Nussbaum (Geschlechtsorgane).

Erster Hauptabschnitt.

Von der Entwickelung der Leibesform und den Eihüllen.

§ 1.

Indem ich mich zur eigentlichen Aufgabe dieses Werkes wende, beabsichtige ich, die Entwickelung des Menschen und der höheren Tiere in zwei Abschnitten zu besprechen, von denen der eine die erste Anlage der Leibesform und der wichtigsten Organe, der zweite die spätere Entwickelung der einzelnen Organe und Systeme zum Gegenstande haben wird. Hierbei soll, wo immer durchführbar, der menschliche Organismus zum Ausgangspunkte gewählt werden. Da jedoch unsere Kenntnisse über die frühesten Zustände des befruchteten menschlichen Eies sehr mangelhaft sind, so ist es nicht anders möglich, als für diese Periode die höheren Wirbeltiere und vor allem die Säugetiere zu Grunde zu legen, deren Entwickelung, wenigstens was die Leibesanlagen betrifft, nach allem, was wir wissen, mit derjenigen des Menschen in hohem Grade übereinstimmt.

§ 2.

Von dem unbefruchteten Eie.

Unbefruchtetes Ei.

Das unbefruchtete Ei zeigt bei allen Geschöpfen die bekannten drei Teile: den Dotter (*Vitellus*), das Keimbläschen (*Vesicula germinativa*, Purkinjesches Bläschen) und den oder die Keimflecken (*Macula germinativa*, Wagnerscher Fleck); doch finden sich trotz dieser allgemeinen Übereinstimmung mancherlei Verschiedenheiten im einzelnen. So sind einmal die Umhüllungen des Eies sehr verschieden und erscheinen in den einen Fällen nur von einer, vom Eie selbst erzeugten Haut, der Dotterhaut, *Membrana vitellina*, gebildet; andere Male wird diese Eihülle von einer vom Eisäckchen hervorgebrachten Membran, der

Tunica adventitia oder äußeren Eihaut (*Chorion* der Autoren), dargestellt; noch in andern Eiern endlich finden sich beiderlei Eihüllen. Vor allem aber ist es der Dotter, der sehr wechselnde Verhältnisse darbietet.

Bildungsdotter und Nahrungsdotter.

Bei den einen Eiern wird der gesamte Dotter zur Anlage des Embryo verwendet, während bei den andern nur einem kleineren Teile des Eiinhaltes diese Bedeutung zukommt und das meiste einfach Nahrungsstoff für das werdende Geschöpf ist. REICHERT gebraucht zur Bezeichnung dieser beiden Dotterarten die Ausdrücke »Bildungsdotter« und »Nahrungsdotter«, und die Eier selbst nennt REMAK, je nachdem sie nur Bildungsdotter oder beide Dotterarten enthalten, »holoblastische« und »meroblastische«.

Weitere Untersuchungen haben nun ferner herausgestellt, dass auch die Eier mit Nahrungsdotter noch weiter untereinander verschieden sind, indem bei den einen dieser Dotter von der ursprünglichen Eizelle gebildet wird, bei den andern dagegen in dieser oder jener Weise von außen zur Eizelle dazu kommt, und so gelangt man dazu, die Eier in erster Linie in zwei große Abteilungen, einfache und zusammengesetzte, zu sondern, von welchen nur die ersteren hier besprochen werden sollen.

Einfache Eier.

Einfache Eier nennen wir solche, die einer einzigen Zelle entsprechen und bei denen der Bildungs- und Ernährungsstoff des Embryo oder der Dotter ganz und gar den Wert eines Zelleninhaltes besitzt, weshalb wir denselben primären Dotter heißen. Diese Eier mit primärem Dotter zerfallen in holoblastische und meroblastische, von denen die letzteren wieder viele Unterformen mit allmählichem Übergange zu den Eiern zeigen, die nur Bildungsdotter führen. — Die holoblastischen Eier zeigen nach der Befruchtung jene eigentümliche Zerklüftung des ganzen Dotters, die man die totale Furchung genannt hat, während bei den meroblastischen Eiern nur der Bildungsdotter zerfällt, was partielle Furchung heißt. (Siehe unten.)

Primärer Dotter.

Säugetierei.

Als Typus des einfachen holoblastischen Eies kann das Säugetierei gelten (Fig. 1). Dasselbe besitzt eine verhältnismäßig dicke Hülle, die wie eine helle Lage den Dotter umgibt und daher den Namen *Zona pellucida* erhielt. Dieselbe hat die Bedeutung einer *Adventitia* oder äußeren Eihaut und wird vom Eisäckchen abgesondert (PFLÜGER). Eine Öffnung zum Eindringen der Samenfäden, eine sogenannte Mikropyle, fehlt dieser Hülle, dagegen zeigt dieselbe mehr oder weniger bestimmte Andeutungen von Porenkanälchen, die nach FLEMMING möglicherweise fadenartige Fortsetzungen des Inhaltes der Eizelle enthalten.

Der Dotter der Säugetiere zeigt zwei Bestandteile, einen homogenen, mehr flüssigen und einen körnigen, der zum Teil aus dunklen

fettähnlichen Kügelchen verschiedener Größe, zum Teil aus blassen feinsten Körnchen besteht, welche Körner nach neueren Ermittelungen von einem feinen Fadengerüst getragen zu werden scheinen. (S. FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung 1882 S. 29 u. fg. Taf. I Fig. 15—17. Man vergl. auch den Bau der Eier von Ascaris nach ED. V. BENEDEN, Rech. s. l. maturation de l'œuf etc. 1883 und Arch. d. Biol. IV.) In den Eiern mancher Gattungen sind die dunklen Körner zahlreich und dann erscheint der Dotter weißlich, wie z. B. bei der Kuh und der Katze, bei andern Geschöpfen sind dieselben spärlicher, wie beim Menschen, und die Eier mehr hell und durchscheinend. Unter Umständen finden sich im Dotter auch zellen- und kernartige Elemente in verschiedener Zahl, die als von außen eingedrungene zu betrachten sind und keine normale Bildung darstellen (vgl. BONNET im Münchner ärztl. Intell.Bl. 1883).

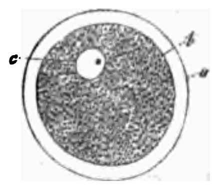


Fig. 1.

Im Innern des Dotters und meist nicht ganz in der Mitte liegt ein kugelrundes bläschenförmiges Gebilde, das Keimbläschen oder PURKINJEsche Bläschen (*Vesicula germinativa*), vom Baue der gewöhnlichen Zellenkerne, d. h. mit einem Kernfadennetze und mit einem dunkleren, festeren Korne, dem Keimflecken oder WAGNERschen Flecken (*Macula germinativa*). Das reife menschliche und Säugetierei misst durchschnittlich 0,2 mm, das Keimbläschen 40—50 μ und der Keimfleck 5—7 μ.

Demselben Typus wie die Eier der Säugetiere folgen auch diejenigen vieler niederen Tiere, namentlich aus den Abteilungen der Würmer, Mollusken, Echinodermen und Polypen, doch sind in vielen Fällen neue Untersuchungen nötig, um zu bestimmen, ob nicht bei manchen später, nachdem die totale Furchung des Dotters mehr oder weniger weit gediehen ist, doch noch ein Teil des Dotters von dem übrigen sich sondert und als Nahrungsdotter verwendet wird.

Als Typus der meroblastischen einfachen Eier wähle ich das Ei des Huhnes, dessen Verhältnisse am genauesten verfolgt sind.

Ei des Huhnes.

Das Eierstocksei des Huhnes besteht, wenn wir zunächst nur die makroskopischen Verhältnisse berücksichtigen, aus einer zarten *Tunica adventitia* und aus dem Dotter. Am Dotter unterscheidet man den Bildungsdotter und den Nahrungsdotter, von denen der letztere die Hauptmasse des Ganzen ausmacht und wieder in den

Fig. 1. Ovulum des Menschen aus einem mittelgroßen Follikel 250mal vergr. *a* äußere Eihaut, *Zona pellucida*, *b* äußere Begrenzung des Dotters und zugleich innere Grenze der Zona, *c* Keimbläschen mit dem Keimfleck.

weißen und den gelben Dotter zerfällt. Der Bildungsdotter (Fig. 2*b*) stellt eine nicht ganz scharf abgegrenzte, rundliche, weiße Scheibe von 2,5—3,5 mm im Durchmesser und 0,28—0,37 mm Dicke in der Mitte, den Hahnentritt oder die Narbe (*Cicatricula*), besser die Keimschicht oder Keimscheibe (*Stratum s. Discus proligerus*), dar, die einer bestimmten Stelle des Nahrungsdotters oberflächlich anliegt. Macht man einen senkrechten Durchschnitt durch ein erhärtetes Ei, so zeigen sich die Verhältnisse in folgender Weise. Die Keimschicht erscheint als eine kleine weiße, in der Mitte dickere und nach innen vorspringende Scheibe an der Peripherie des hier weißlich erscheinenden Nahrungsdotters dicht unter der Dotterhaut, und von letzterem aus zieht sich, der Mitte des Bildungsdotters entsprechend, wie ein weißlicher Strang oder Zapfen von Nahrungsdotter in das Innere des gelben Dotters hinein, der sich dann im Centrum des Gelben zu einem unregelmäßig kugeligen Gebilde von derselben Färbung verbreitert. Diesen ganzen Teil des Dotters unterhalb des *Discus proligerus* und in der Mitte des Gelben nennt man den weißen Dotter oder das Dotterweiß. Derselbe ist flüssiger, weicher als die übrigen Teile des Dotters, und hat man daher auch die Verhältnisse so ausgedrückt, dass man im Innern des Dotters eine Höhle (*Latebra*, Purkinje) beschrieb, von der ein Kanal gegen die Keimscheibe an die Oberfläche ziehe. Abgesehen von dieser Hauptmasse weißen Dotters, findet sich solcher auch noch in einer ganz dünnen, von bloßem Auge nicht wahrnehmbaren Lage an der Gesamtoberfläche des gelben Dotters dicht unter der äußeren Eihaut, welche »weisse Dotterrinde« am Rande der Keimscheibe unter dieselbe tritt und hier mit dem übrigen weißen Dotter sich verbindet.

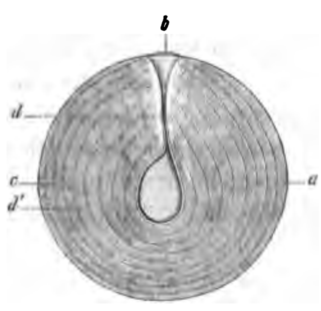


Fig. 2.

Die ganze übrige größere Masse des Nahrungsdotters wird von dem gelben Dotter gebildet, welcher am hartgekochten Eie mehr oder weniger bestimmte Andeutungen von Schichten zeigt, die im allgemeinen dem weißen Dotterkerne und dem weißen Stiele desselben gleich verlaufen.

Fig. 2. Durchschnitt durch einen reifen Hühnerdotter. *a* äußere, nicht sichtbare Eihaut (*Tunica adventitia*), *b* Keimschicht oder Bildungsdotter, der das Keimbläschen enthält. *c* gelber Nahrungsdotter mit den Schichtungslinien, nach einem ausgezeichneten Objecte naturgetreu dargestellt. *d* weißer Nahrungsdotter mit *d'* der größeren Ansammlung im Innern des gelben Dotters.

Im *Discus proligerus* findet sich im Eierstockseie das Keimbläschen als ein rundes, abgeplattetes und somit linsenförmiges Gebilde, das in reifen Eiern dicht an der äußeren Eihaut seine Lage hat (Fig. 3).

Die mikroskopischen Verhältnisse anlangend, so ergibt sich folgendes.

Die *Tunica adventitia*, bisher Dotterhaut genannt, ist eine 7 μ dicke, zarte Haut, die aus feinen, netzförmig verbundenen Fäserchen besteht (Frommann).

Der gelbe Dotter zeigt eine in verschiedener Menge vorhandene Zwischenflüssigkeit und weiche, dehnbare, rundliche Elemente von 23—100 μ Größe, welche einen gleichmäßig feinkörnigen gelben Inhalt ohne Spur eines Zellenkernes darbieten und vielleicht eine zarte Hülle, auf jeden Fall aber eine Rindenschicht besitzen, die dichter ist als das Innere. Über deren chemische Zusammensetzung siehe Dareste (Compt. rend. T. 88).

Das körnige Aussehen des gelben Dotters im gekochten Eie rührt von den gelben Dotterkugeln her, und erscheinen dieselben überall da, wo sie nur wenig Zwischenflüssigkeit zwischen sich haben, durch gegenseitigen Druck vieleckig, oft wie Krystalle.

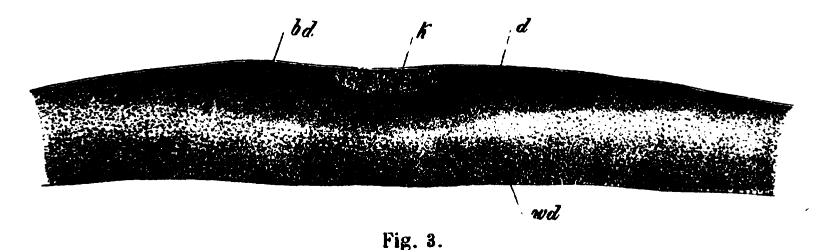


Fig. 3.

Der weiße Dotter besteht aus Flüssigkeit und kugeligen größeren und kleineren Gebilden. Die kleinsten sind einfache dunkelrandige Körnchen, vom Aussehen von Fetttropfen; die größeren von 18—22 μ im Mittel, 4—75 μ in den Extremen, sind, wenigstens alle größeren, deutlich Bläschen, die neben einer hellen Flüssigkeit eine oder mehrere Fetttropfen ähnliche dunkle Kugeln enthalten und Übergänge zu den Elementen des gelben Dotters zeigen.

Die Keimscheibe, der *Discus proligerus* (Fig. 3 *bd*), ist eine feinkörnige Substanz, die in der Tiefe ganz allmählich und ohne scharfe Grenze in den weißen Dotter *wd* übergeht und in der Mitte, der Adventitia an-

Fig. 3. Senkrechter Schnitt durch den Bildungsdotter oder die Keimscheibe eines reifen Eierstockseies. Vergr. 30. *bd* Bildungsdotter; *wd* weißer Dotter; *k* Keimbläschen; *d* äußere Eihaut samt Follikelepithel.

liegend, das 0,4—0,5 mm breite, 0,1 mm dicke, scheibenförmige Keimbläschen *k* zeigt, das innerhalb einer zarten Hülle eine helle Flüssigkeit ohne Spur von Keimflecken enthält.

In jungen Eierstockseiern ist das Keimbläschen kugelrund, mitten im Dotter gelegen und mit einem deutlichen Keimflecken versehen.

Nach demselben Typus, wie das Ei des Huhnes, sind die Eier aller Vögel, der Reptilien, der Fische, mit Ausnahme der Cyklostomen, der Cephalopoden und der höheren Kruster und Arachniden gebaut, mit dem Unterschiede jedoch, dass bei den Wirbeltieren der Bildungsdotter schon im unbefruchteten Eie sichtbar ist, bei den Wirbellosen dagegen allem Anscheine nach erst mit dem Beginne der Entwickelung als eine besondere Lage erscheint.

Werfen wir zum Schlusse noch einen Blick auf die Bedeutung der Eier und Eiteile, so finden wir, dass bei allen Tieren das einfache Ei einer Zelle gleichzusetzen ist und somit Dotter, Keimbläschen und Keimfleck dem Zelleninhalte, dem Kerne und dem Kernkörperchen homolog sind. Auch die meroblastischen Eier sind meiner Meinung nach nicht in anderer Weise zu deuten, obschon der Nahrungsdotter wesentlich als eine Absonderung des Eisäckchens aufzufassen ist.

§ 3.

Erste Entwickelungsvorgänge im befruchteten Eie. Totale Furchung.

Bei allen Geschöpfen beginnt die Entwickelung des Eies mit eigentümlichen Teilungserscheinungen, die je nach der Beschaffenheit des Eies in verschiedener Weise vor sich gehen, immer und ohne Ausnahme jedoch die Entstehung einer grossen Zahl von zelligen Elementen von der Natur von Protoblasten oder hüllenlosen Zellen zur Folge haben, welche als Baumaterial für den werdenden Embryo dienen. Bei den einfachen Eiern finden sich zwei extreme Formen dieser Teilungen, welche die totale und partielle Furchung des Dotters heißen (*Disseptio vitelli partialis et totalis*).

Totale Furchung.

Bei der totalen Furchung zerfällt der gesamte Dotter in zwei, vier, acht und dann immer mehr kleine Abschnitte mit je einem Kerne, sogenannte Furchungskugeln oder Furchungsabschnitte (Blastomeren), bis am Ende eine grosse Zahl kleinster solcher Körper gebildet ist, von welchen dann die weitere Entwickelung ausgeht. Die partielle Furchung dagegen betrifft nur den Teil des Dotters meroblastischer Eier, den wir früher Bildungsdotter nannten, der ebenfalls nach und

nach in mikroskopische Bildungselemente sich zerklüftet, während der Nahrungsdotter ganz unbeteiligt an diesen Vorgängen ist.

Zwischen diesen beiden in der äußeren Erscheinung sehr abweichenden Vorgängen stehen Formen in der Mitte, die mit totaler Furchung beginnen und damit enden, dass früher oder später ein Teil des Dotters, das heißt der Furchungsabschnitte, zu einem Ernährungsmateriale oder Nahrungsdotter sich umgestaltet und aufgelöst wird.

Ich schildere nun zunächst die Vorgänge genauer, die im befruchteten Säugetiereie auftreten.

Furchung des Säugetiereies.

Das Säugetierei wird in der Regel im Eileiter befruchtet und hier läuft nun der so eigentümliche und vielbesprochene Furchungsprozeß an demselben ab. Als erstes Zeichen der Befruchtung, welche immer auch durch die an der Zona haftenden oder innerhalb derselben befindlichen und manchmal noch beweglichen Samenfäden erkannt wird, ergibt sich, nachdem das Keimbläschen teilweise geschwunden ist, das Auftreten eines neuen Kernes im Dotter, und wird die Dotterkugel von nun an der Ausgangspunkt einer großen Menge ähnlicher, aber viel kleinerer Kugeln, der sogenannten Furchungskugeln, die durch wiederholte Teilungen in bestimmter gesetzmäßiger Weise aus ihr hervorgehen.

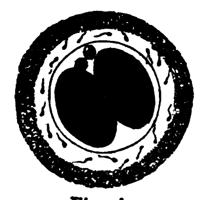


Fig. 4.

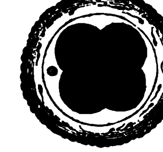


Fig. 5.

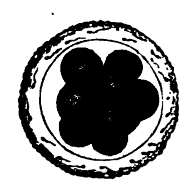


Fig. 6.

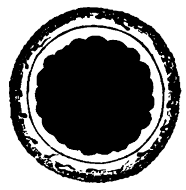


Fig. 7.

Zuerst spaltet sich die genannte Kugel unter dem Auftreten einer ringsherum gehenden Furche in zwei Halbkugeln (Fig. 4), von denen jede einen Kern enthält. Die beiden neuen Furchungskugeln teilen sich wieder in je zwei durch Furchen, die die erste unter rechtem Winkel schneiden, so dass vier Kugeln entstehen (Fig. 5), welche bald einfach aneinander liegen, so dass sie zusammen eine Kugel bilden, bald zwei und zwei zusammen kreuzweise gestellt sind. Durch weitere Teilungen

Fig. 4—7. Eier des Hundes aus dem Eileiter, umgeben von der *Zona pellucida* oder Dotterhaut, auf welcher bei allen Eiern Samenfäden haften. Nach Bischoff.

Fig. 4. Ei mit zwei Furchungskugeln und zwei hellen Körperchen neben denselben. Die *Zona* ist noch von den Zellen der *Membrana granulosa* umgeben. — Fig. 5. Ei mit 4 Furchungskugeln und einem hellen Korn innerhalb der *Zona*. — Fig. 6. Ei mit 8 Kugeln. — Fig. 7. Ei mit zahlreichen kleineren Kugeln.

dieser vier ebenfalls kernhaltigen Kugeln bilden sich acht, die schon ganz unregelmäßig liegen (Fig. 6), dann 16, 32, 64, die immer kleiner und kleiner werden (Fig. 7), und so fort, bis endlich eine größere Zahl kleinerer Kugeln da sind, die alle ihren Kern im Innern zeigen. Der Dotter, der in den ersten Stadien dieses Teilungsprozesses eine ganz höckerige Oberfläche darbot, so dass er einer Brombeere oder Himbeere verglichen werden konnte, bietet nunmehr wieder eine glatte Oberfläche dar, so dass man das Ei auf den ersten Blick von einem nicht gefurchten nicht unterscheidet; doch erkennt man bei genauerer Untersuchung die kleinsten Furchungskugeln leicht, deren Größe zwischen 20 und 55 μ beträgt.

Vor Beginn der Furchung, zum Teil schon vor der Befruchtung innerhalb des Ovariums (erstes Polkörperchen des Kaninchens) treten innerhalb der Zona pellucida zwei oder selbst noch mehr helle rundliche Gebilde auf (Richtungsbläschen der Autoren, *globules polaires* Robin), welche neben den Furchungskugeln liegen (Fig. 4, 5) und losgelöste Teile des Keimbläschens sind.

Neuen Beobachtungen, vor allem denen von E. v. Beneden, Fol und O. Hertwig zufolge sind die inneren Vorgänge bei der Befruchtung und beim Beginne der Furchung folgende.

Innere Vorgänge bei der Befruchtung.

In erster Linie rückt, wie es scheint, nicht notwendig infolge der Befruchtung, das Keimbläschen gegen die Oberfläche des Dotters, verliert seine Membran und treibt einen Teil seiner Substanz aus dem Dotter, um die eben genannten *globules polaires* zu bilden. Aus dem Reste bildet sich ein heller kugeliger Körper, der Eikern oder der weibliche Vorkern (*Pronucleus femelle*). Mit diesem verbindet sich ein ähnliches Gebilde, das aus einem in den Dotter eingedrungenen Samenfaden hervorgeht, der Spermakern oder der männliche Vorkern (*Pronucleus mâle*), und aus der Vereinigung dieser entsteht der erste Furchungskern oder der erste Kern des werdenden Geschöpfes, der mithin aus materiellem Substrate des männlichen und weiblichen Erzeugers hervorgeht und diese hermaphroditische Zusammensetzung auch auf alle seine Abkömmlinge, die Kerne des fertigen Geschöpfes, überträgt, eine wichtige Thatsache, die die einzige Handhabe zur Erklärung der Vererbung bietet.

Anmerkung. Nach den bisherigen Erfahrungen scheint das Eindringen eines Samenkörpers in den Dotter zur Befruchtung zu genügen und ein Mehr nicht nur nicht nötig, sondern vielleicht sogar schädlich zu sein. Doch sahen Kupffer und Benecke bei Bufo das Eindringen mehrerer Samenfäden in Eier, deren weitere regelrechte Entwickelung allerdings nicht beobachtet wurde. — Die Angabe Schneiders (Das Ei und seine Befruchtung 1883), dass der Samenfaden im Dotter sich auflöse und nicht mit dem Eikern sich vereine, ist nach den

Untersuchungen M. Nussbaums (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23) und E. v. Benedens (l. s. c.) nicht begründet. Die Verschmelzung der beiden Kerne geschieht nach Nussbaum vor der ersten Teilung des Dotters, nach E. v. Beneden erst gleichzeitig mit derselben, und tritt nach letzterem die karyokinetische Fadenfigur im Eikern und im Spermakern vor der Vereinigung derselben auf. — Da die Samenfäden, wie ich allen neueren Annahmen gegenüber immer noch behaupte, umgewandelte Kerne und nicht Zellen sind, so besteht das Wesentliche bei der Befruchtung in der Konjugation von Abkömmlingen eines weiblichen und eines männlichen Kernes. Der Kern der ersten Furchungskugel ist somit ein Novum und unterbricht die regelrechte Formfolge der Elemente des mütterlichen Organismus. — In betreff des genaueren Verhaltens des männlichen und weiblichen Vorkernes bei ihren Beziehungen zu den zwei ersten Furchungskernen hat Ed. v. Beneden (l. s. c.) bei *Ascaris megalocephala* die wichtige Beobachtung gemacht, dass jeder dieser Kerne die Hälfte der chromatischen Fadensubstanz des Eikernes und des Spermakernes aufnimmt, und vermutet er, dass auch bei den späteren Kernteilungen die männliche und weibliche chromatische Kernsubstanz sich geschieden erhalte. Jeder spätere Zellenkern wäre dann in diesem speziellen Sinne als hermaphroditisch aufzufassen und vor allem auch die Kerne der Eizellen und Samenzellen, woran die Hypothese sich knüpft, dass diese der Befruchtung dienenden Kerne vor derselben sich ihres männlichen oder weiblichen Elementes entledigen. Männliches Element der Keimbläschen wären möglicherweise die *Globules polaires* (E. v. Beneden). Man vgl. auch die abweichenden Darstellungen von Bütschli (Biol. Centralbl. IV Nr. 1) und Nussbaum (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.)

Die gesamte Furchung selbst ist, wie ich dies schon vor Jahren nachgewiesen, nichts als eine gewöhnliche fortgesetzte Teilung von hüllenlosen Zellen oder Protoblasten, bei der die Kerne immer vor den Protoblasten in derselben Weise sich teilen, wie dies in unsern Tagen an vielen Orten gesehen und als Karyolyse oder Karyokinese bezeichnet worden ist.

Eine totale Furchung, wie sie das Säugetierei durchmacht, kommt auch sehr vielen Wirbellosen zu, unter denen ich vor allen die Nematoden und Radiaten namhaft mache. Bei den Wirbeltieren findet sich eine solche Furchung außer bei den Säugern auch bei Amphioxus, den Cyklostomen, Stören, bei Lepidosteus und den Batrachiern, doch sind bei allen diesen Geschöpfen die Furchungsabschnitte anfangs von sehr verschiedener Größe (inäquale Furchung). In gewissen Fällen furcht sich sogar die eine Eihälfte vor der andern und sind die Dotterabschnitte anfangs nicht ringsherum abgegrenzt (Sterlet nach Salensky). Hierdurch und durch den Umstand, dass in gewissen Fällen ein Teil der Dottersegmente als Nahrungsdotter dient, nähern sich diese Eier den meroblastischen.

§ 4.

Partielle Furchung. Furchung des Vogeleies.

Furchung des Vogeleies.

Die Furchung des Vogeleies findet im Innern der Henne während des Durchtrittes des Eies durch den Eileiter und Uterus statt und ist am gelegten Eie nahezu ganz abgelaufen.

Zum richtigen Verständnisse derselben ist es am zweckmäßigsten, vom gelegten befruchteten Eie auszugehen und dasselbe in erster Linie in seiner Gesamtheit kurz zu schildern (Fig. 8).

Gelegtes befruchtetes Hühnerei.

Das gelegte befruchtete Hühnerei zeigt außer dem eigentlichen Ovum oder dem Dotter noch äußere, im Uterus und Eileiter durch Absonderungen dieser Teile gebildete Hüllen, die als Schale, Schalenhaut und Eiweißhülle bezeichnet werden.

Schale.

Die Schale, *testa*, besteht aus 2 % einer organischen amorphen Grundlage und aus 98 % Kalksalzen, die in Gestalt von Körnchen oder größeren, mehr oder weniger kristallähnlichen Massen mit kristallinischer Textur in dieselbe eingelagert sind. Bei allen Vögeln zeigt die Schale eine große Menge von Porenkanälen, die der äußeren Luft einen leichteren Zutritt zu den inneren Eiteilen gestatten, jedoch nicht an der äußeren Oberfläche ausmünden, indem hier die Schale noch von einem dünnen kalkarmen Oberhäutchen bedeckt ist.

Schalenhaut.

Die Schalenhaut, *Membrana testae*, kann leicht in zwei Lagen getrennt werden, eine äußere, festere und gröbere, und eine innere, zartere, glattere, welche so lange, als das Ei im Uterus sich befindet, und auch am eben gelegten Eie überall aneinander liegen, bald aber, sowie das Ei sich abkühlt, am stumpfen Eipole auseinanderweichen und Luft zwischen sich aufnehmen, wodurch der sogenannte Luftraum *b'* gebildet wird, der mit der Zeit, namentlich bei eintretender Entwickelung, immer mehr sich vergrößert. Beide Schalenhäute haben einen lamellösen Bau und bestehen aus dicht verfilzten anastomosirenden Fasern, die im Ansehen und in den chemischen Charakteren an elastische Fasern erinnern.

Eiweiß.

Das Eiweiß, *Albumen*, bildet in der Nähe des Dotters eine Art Membran (*M. chalazifera*), welche an den den Eipolen entsprechenden Gegenden in zwei eigentümliche, in entgegengesetzter Richtung spiralig gedrehte Ausläufer, die Hagelschnüre (*Chalazae s. Grandines*), ausgezogen ist. Auf diese dichtere Eiweißhülle folgt im gelegten Eie eine zweite, sehr flüssige Eiweißschicht, darauf eine mittlere Lage von der Festigkeit einer weichen Gallerte und endlich eine äußerste, wieder mehr flüssige Schicht.

Bildung der Eihüllen.

Die genannten Hüllen werden im Eileiter und Uterus des Huhnes gebildet. Die Befruchtung der Eier, deren Einzelheiten noch gänzlich unbekannt sind, geschieht beim Huhne im obersten Teile des Eileiters, und reicht eine Begattung aus, um 5—6 Eier zu befruchten (COSTE), nach HARVEY bis zu 20. Manche Hennen legen alle 24 Stunden ein Ei, jedoch mit zeitweisen Intermissionen von einem Tage, andere alle 36 Stunden. Drei bis sechs Stunden nach dem Legen eines Eies findet man, dass das erweiterte Ende des Eileiters oder der Trichter (*Infundibulum*) einen reifen großen Follikel des Eierstocks umfasst hat, worauf dann der Follikel reißt und das Ei austritt. Hierauf geht dieses in kaum mehr denn 3 Stunden (COSTE) durch die oberen zwei Dritteile des Eileiters, deren Länge circa 25 cm beträgt, hindurch, woselbst das Eiweiß um den Dotter sich anlegt und die Hagelschnüre gebildet werden, wobei das Ei durch die peristaltischen Bewegungen des Eileiters in spiraliger Richtung weiterschreitet.

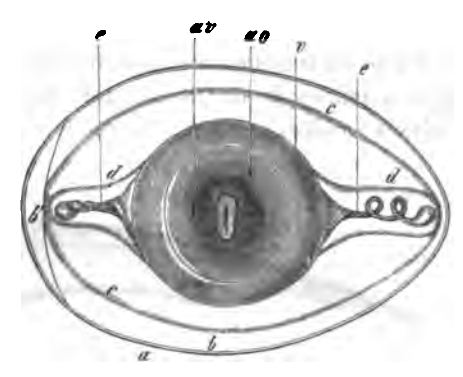


Fig. 8.

Ist das Eiweiß angelegt, so verweilt das Ei im engeren unteren Teile des Eileiters, der etwa 10 cm Länge hat, etwa 3 Stunden, und hier erhärtet dann eine Ausscheidung dieser Teile zu den faserigen Schalenhäuten, die demnach am ehesten den faserigen Cuticularbildungen zu vergleichen sind.

Im Uterus endlich sondert die Mucosa ein kalkhaltiges Sekret ab, das auf die Schalenhaut sich niederschlägt, hier nach und nach erhärtet und in 12—18—24 Stunden die Schale erzeugt.

Der Dotter des gelegten befruchteten Eies weicht in einer Beziehung sehr wesentlich von dem des unbefruchteten und des reifen Eierstocks-

Fig. 8. Ein Ei etwa 24 Stunden bebrütet, doch so, dass die Schale und die Schalenhaut nur im Durchschnitte erscheinen. Nach v. BAER. *ao Area opaca* oder Gefäßhof, die *Area pellucida* mit der Embryonalanlage umgebend, *av Area vitellina*, Dotterhof, mit einem dunkleren inneren und einem helleren äußeren Teile, die Grenze des Blastoderms bildend; *v* Dotter; *e* Hagelschnüre, *Chalazae*; *a* Schale; *b* Schalenhäute; *b'* Luftraum zwischen beiden Schalenhäuten; *c* Grenze zwischen dem mittleren und äußeren Eiweiß; *d* Grenze zwischen dem mittleren und innersten Eiweiß.

eies ab, insofern als der Bildungsdotter, der von nun an einen neuen Namen erhalten muss und Keim, *Blastos*, oder Keimhaut, *Blastoderma*, heißen soll, jetzt ganz und gar aus kernhaltigen Zellen besteht, wogegen allerdings der Nahrungsdotter vorläufig noch dieselbe Beschaffenheit zeigt wie früher.

Keimhaut, Blastoderma.

Die Keimhaut eines solchen Eies (Fig. 9) misst im Mittel 3,5 bis 4,0 mm im Durchmesser und besteht aus zwei Lagen oder Blättern, von denen jedoch in der Regel nur das äußere vollkommen angelegt ist. Dieses äußere oder obere Keimblatt, das *Ektoderm* oder der

Äußeres Keimblatt.

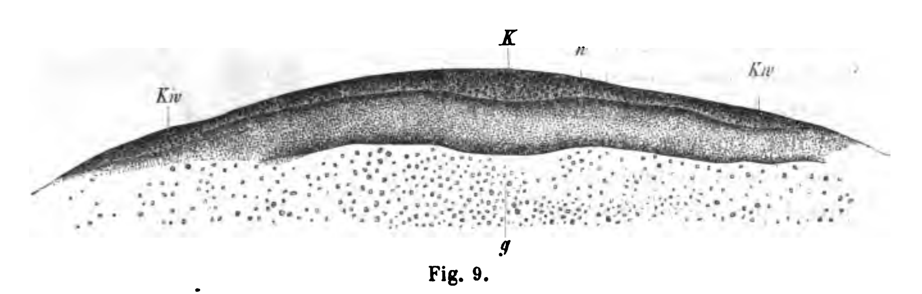


Fig. 9.

Ektoblast, bildet eine vollkommen zusammenhängende kreisförmige Platte, die in der Mitte etwas dicker ist als am Rande und mit der äußeren Fläche unmittelbar an die äußere Eihaut angrenzt. Dasselbe ist in der Mitte mehrschichtig, am Rande dagegen aus einer einfachen Lage von Zellen gebildet, die hier mehr Pflasterzellen, dort mehr Cylinderzellen gleichen und alle kleine dunkle Granula und deutliche bläschenförmige Nuclei mit 1—2 Kernkörperchen zeigen.

Inneres Keimblatt.

Das untere oder innere Keimblatt, das *Entoderm*, der *Entoblast* oder *Hypoblast*, zeigt am eben gelegten Eie ein minder beständiges Verhalten und ist in verschiedenen Graden der Vollkommenheit ausgebildet, so dass es in den einen Fällen eine zusammenhängende untere Lage der Keimhaut darstellt, in den andern dagegen stellenweise aus unvollkommen vereinigten oder selbst hier und da noch ganz getrennten Elementen besteht. Immer und ohne Ausnahme jedoch ist das innere Keimblatt am Rande der Keimhaut in einer Zone von beiläufig 1,0—1,3 mm Breite gut ausgebildet und stellt den Keimwulst (*Kw*) dar (Randwulst, Götte).

Keimwulst.

Dieser Keimwulst ist sowohl an seiner unteren Fläche als auch am Rande stets scharf gegen den weißen Dotter abgegrenzt. In dem der Mitte der Keimhaut zugewendeten Teile ist derselbe dicker und misst

Fig. 9. Keimhaut eines eben gelegten befruchteten Hühnereies, etwa 18mal vergr. *K* Keimhaut; *Kw* Keimwulst; *w* weißer Dotter; *g* gelber Dotter.

bis zu 0,1 mm und darüber, wogegen seine äußere Hälfte sich verdünnt und zusammen mit dem äußeren Keimblatte und soweit wie dieses sich erstreckend zugeschärft ausläuft. Der Zusammensetzung nach besteht das innere Keimblatt im Keimwulste wesentlich aus runden kernhaltigen Zellen von 20—30 μ Größe, die alle von gleichmäßig großen runden Körnern erfüllt sind, wie sie in allen Elementen des inneren Keimblattes vor der Bebrütung sich finden. Elemente des weißen Dotters finden sich dagegen in diesem Keimwulste ganz bestimmt nicht. Dagegen enthält derselbe eine wechselnde Menge großer körniger Kugeln von 40—60—80 μ Durchmesser (Megasphaeren, His), die nichts anderes als Überreste der früheren Furchungskugeln sind und oft keine Kerne erkennen lassen.

In der Mitte der Keimhaut liegt an der unteren Seite des äußeren Keimblattes bald eine zusammenhängende Lage ähnlicher runder Zellen, wie sie im Keimwulste sich finden, in einfacher, doppelter oder selbst in mehrfacher Lage. In andern Fällen stellen dagegen diese Zellen eine unterbrochene, mit Lücken versehene, verschieden dicke Platte dar. Auch hier finden sich große Furchungskugeln in wechselnder Menge zwischen den kleinen Elementen.

Der weiße Dotter ist an der unbebrüteten Keimhaut unterhalb der Mitte derselben durch eine spaltenförmige, sehr enge (niedrige) Höhle, die Keimhöhle, von der Keimhaut geschieden. Hier findet sich, diesem Dotter anliegend, eine wechselnde Zahl von größeren und kleineren Furchungskugeln, von denen es schwer ist, zu entscheiden, ob sie von der Keimhaut sich abgelöst haben oder in natürlicher Lagerung sich befinden.

Keimhöhle.

Der Boden der Keimhöhle ist übrigens sonst an erhärteten Präparaten durch eine scharfe Grenzlinie (eine Membran nach His) gegen die Keimhöhle abgegrenzt und besteht aus feinkörnigem Dotter, der als weißer Dotter angesprochen werden darf. Eine ebensolche Grenzlinie zieht sich auch unter dem Keimwulste als Begrenzung des weißen Dotters hin.

Aus alle diesem folgt, dass das Blastoderm des gelegten befruchteten Eies und der weiße Dotter zwei ganz verschiedene und scharf getrennte Bildungen sind.

Die ganze Keimhaut liegt, wie der Bildungsdotter des unbefruchteten Eies, dem weißen Dotter da auf, wo derselbe sich in das Innere des gelben Dotters hineinzieht, so jedoch, dass ihr Rand diese Stelle überragt und die Mitte durch die vorhin schon erwähnte Keimhöhle von dem weißen Dotter geschieden ist. Da der Rand somit nicht nur eine Lage weißen Dotters, sondern auch gelben Dotter bedeckt, so erscheint

derselbe dunkler und undurchsichtiger wie der spätere dunkle Fruchthof (*Area opaca*), die Mitte der Keimscheibe dagegen, weil unter ihr Flüssigkeit und weißer Dotter sich befindet, heller als der spätere helle Fruchthof (*Area pellucida*); doch zeigt diese Mitte noch wie eine centrale Trübung (PANDERS Kern des Hahnentrittes), herrührend von dem durchschimmernden Zapfen weißen Dotters, der in das Innere des Eies sich hineinzieht. Löst man die Keimhaut rein vom Dotter ab, so erscheint sie ebenfalls in der Mitte hell und am Rande dunkel, entsprechend der hier befindlichen starken Verdickung des unteren Keimblattes, dem Keimwulste.

Der unter der Keimhaut gelegene, sowie der an den Rand derselben angrenzende weiße Dotter zeigt eine unbestimmte Zahl von mit heller Flüssigkeit gefüllten Hohlräumen (Dottervacuolen, HIS), die als Zeichen der beginnenden Verflüssigung dieses Teiles des Nahrungsdotters aufzufassen sind.

Furchung des Vogeleies.

Fragen wir nun nach gewonnener Kenntnis des Baues des gelegten befruchteten Eies des Huhnes, woher die zelligen Elemente der Keimhaut stammen, so ergibt sich, dass dieselben einer Zerklüftung des Bildungsdotters ihren Ursprung verdanken, die man, weil sie nur einen Teil des Dotters betrifft, partielle Furchung genannt hat. Hierbei entstehen auf dem Bildungsdotter erst Furchen und Segmente (Fig. 10, 1, 2), deren Spitzen sich dann abschnüren und kugelartige Abschnitte bilden (3). Indem dann die Segmente immerfort sich teilen und deren Spitzen immer neu sich trennen und ferner auch die Kugeln von sich aus sich unausgesetzt teilen und verkleinern (4, 5), entsteht am Ende, nachdem die letzten Segmente sich verwischt haben, eine Scheibe von kleinen Elementen (6), die bei genauer Untersuchung alle als kernhaltige Protoblasten sich ergeben und, wie oben von der Keimhaut des gelegten befruchteten Eies angegeben wurde, geschichtet sind. Wahrscheinlich haben alle Segmente und Kugeln der früheren Furchungsstadien ebenfalls Kerne, wie solche bei den Cephalopoden, denen eine ganz ähnliche Zerklüftung des Bildungsdotters zukommt, von mir gesehen wurden, doch sind solche bis jetzt erst in späteren Perioden der Furchung aufgefunden worden. Senkrechte Durchschnitte der sich furchenden Stelle des Hühnereies (Fig. 11, 12) ergeben, dass anfangs nur die Mitte und die oberflächlichen Teile des Bildungsdotters sich zerklüften, bis am Ende auch dessen Rand und die tiefsten Teile zerfallen. Die Furchung des Hühnereies beginnt im unteren Teile des Eileiters, in welchem die Schalenhäute erzeugt werden, und finden sich die früheren Stadien ausnahmslos an Eiern, die noch keine Spur der Kalkschale zeigen. An gelegten Eiern ist dieselbe der Hauptsache nach beendet.

Partielle Furchung anderer Geschöpfe.

Eine partielle Furchung, wie die hier von den Vögeln beschriebene, kommt außerdem noch zu den Reptilien, den meisten Fischen und von Wirbellosen den höheren Arachniden und Krustentieren und den Cephalopoden. Am genauesten untersucht ist diese Furchung bei den Fischen, und sprechen die hier gefundenen Thatsachen mit Bestimmt-

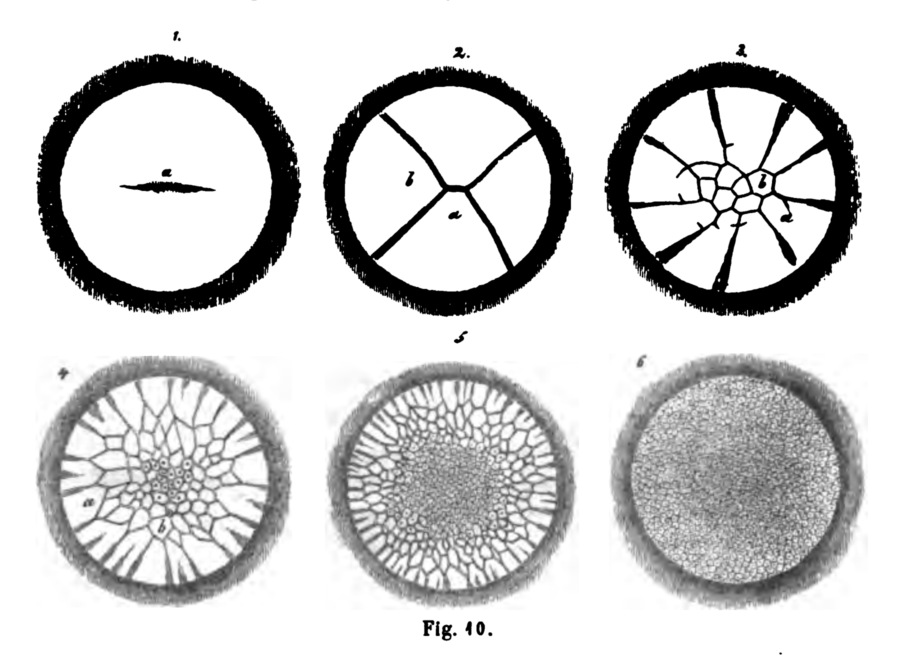


Fig. 10.

heit zu gunsten der Hypothese, die oben bei Schilderung der totalen Furchung aufgestellt wurde. Sehr auffallend ist bei den Fischen das zuerst von Lereboullet gesehene Auftreten von zellenähnlichen Elementen im Nahrungsdotter in der Nähe des Keimes (Nebenkeimzellen, His). Nach Hoffmann sind diese Elemente Kerne und stammen von den Kernen

Fig. 10. Sechs Furchungsstadien der Keimschicht des Hühnereies nach Coste. Alle von Eiern aus dem unteren Teile des Eileiters und dem sogenannten Uterus. Größe der Keimschicht 3 mm. 1. Keimschicht mit 2 Segmenten, 2. Keimschicht mit 4 Segmenten, 3. dieselbe mit 9 Segmenten und 7 Furchungskugeln, die sich polygonal gegeneinander abgrenzen, 4. dieselbe mit 18 Segmenten, von denen einzelne Andeutungen neuer Teilungslinien zeigen, und vielen polygonalen Furchungskugeln, von denen einzelne einen zentralen dunkleren Körper (Kern?) zeigen, 5. Keimschicht nahe am Ende der Furchung mit zahlreichen kleinen Segmenten am Rande und sehr vielen Furchungskugeln, 6. Keimschicht mit ganz kleinen, gleichmäßig großen Elementen, die zwei Schichten bilden, von denen die untere nicht vollständig ist. Die Elemente einer solchen Keimschicht haben die Natur kernhaltiger Protoblasten, und kann dieselbe nun Keimhaut, *Blastoderma*, oder Keim heißen.

der Furchungskugeln ab. Ähnliche Gebilde finden sich auch bei Reptilien und Vögeln, worauf Beobachtungen von RAUBER, KUPFFER, STRAHL, GASSER und HOFFMANN hinweisen.

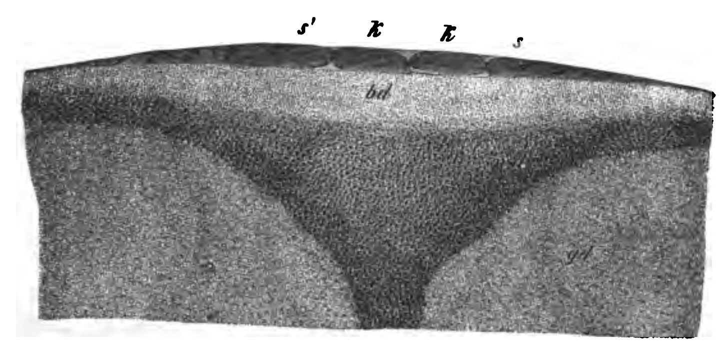


Fig. 11.

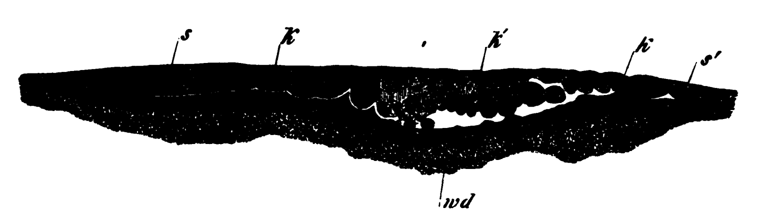


Fig. 12.

§ 5.

Erste Entwickelung des Hühnerembryo. Bildung der Keimblätter.

Wir wenden uns nun zur Schilderung der ersten Entwickelungsstadien des Hühnerembryo im gelegten Eie, die wir als Ausgangspunkt der ganzen weiteren Schilderung nehmen.

Mit der Bebrütung des Eies treten rasch hintereinander große Ver-

Fig. 11. Die Keimscheibe eines Hühnereies mit Segmenten und Kugeln senkrecht durchschnitten. Vergr. 30mal. *gd* gelber Dotter, *wd* weißer Dotter, *bd* ungefurchter Bildungsdotter, *s'* großes Segment, *s* kleines Segment, *k* Kugeln.

Fig. 12. Senkrechter Schnitt durch die Furchungsstelle eines Hühnereies aus dem Uterus. Vergr. 30mal. *s* großes Segment, *s'* kleines Segment; *k* große einschichtige Randkugeln, *k'* kleinere Kugeln aus der Mitte geschichtet; *wd* weißer Dotter.

änderungen an der Keimhaut auf, die in den ersten Zeiten wesentlich auf folgenden Vorgängen beruhen.

Flächenwachstum des Blastoderms.

Erstens wächst das gesamte Blastoderm rasch in der Fläche und dehnt sich so über einen immer größeren Teil des Dotters aus. Von 3,5—4,0 mm, die die Keimhaut im unbebrüteten gelegten Eie misst, vergrößert sich dieselbe, die jedoch in ihren Randteilen nur aus dem äußeren und inneren Keimblatte besteht, bis zum Ende des ersten Brüttages auf 11—12 mm und beträgt am Ende des zweiten Brüttages 24 mm und darüber.

Am Anfange des 4. Tages ist der Dotter von dem Blastoderm schon fast ganz umwachsen, bis auf eine kleine Stelle an dem dem Embryo gegenüberliegenden Pole, und am Ende des 6. Tages ist auch diese kleine Fläche sozusagen ganz von der Keimhaut bedeckt, so dass dieselbe nun einen den Dotter ganz umhüllenden Sack darstellt, welcher der später zu schildernden Keimblase der Säugetiereier gleichwertig ist.

Bildung der Keimblätter.

Eine zweite wesentliche Veränderung erleidet das Blastoderm mit der Bebrütung dadurch, dass es sich verdickt und in eine gewisse Anzahl Lagen sondert. Die allererste Umgestaltung nach dieser Seite beruht in der Entwickelung eines zusammenhängenden unteren Keimblattes, wenn ein solches nicht schon vorher da war, und in der scharfen Sonderung desselben von dem äußeren Blatte. Dann bildet sich eine Verdickung in der Mitte des Blastoderms in Form eines langgezogenen Streifens, des Primitivstreifens, der die erste Spur des eigentlichen Embryo darstellt, und zugleich differenziert sich das Blastoderm so, dass es nach und nach in drei Blätter zerfällt, welche Blätter die Ausgangspunkte aller weiteren Entwickelung sind. Wir bezeichnen dieselben als 1) äußeres Keimblatt, Ektoderm, Ektoblast*), 2) mittleres Keimblatt, Mesoderm, Mesoblast**), und 3) inneres Keimblatt, Entoderm, Entoblast***).

Erste Differenzierungen der drei Keimblätter.

Sind diese Umgestaltungen eingetreten, so beginnen drittens Differenzierungen in den einzelnen Blättern, verbunden mit weiteren morphologischen Veränderungen, infolge deren dann die ersten Organe des Embryo auftreten, unter welchen 1) ein Achsengebilde als Vorläufer der Wirbelsäule, die Rückensaite oder *Chorda dorsalis*, 2) ein rinnenförmig gestaltetes dickes Blatt, die Medullarplatte, die Anlage des zentralen Nervensystems, 3) paarige würfelförmige Körper zu beiden Seiten der Chorda, die Urwirbel, und 4) lateralwärts davon gelegene dünnere Blätter, die Seitenplatten, die Hauptrolle spielen,

*) (Sinnes- oder sensorielles Blatt, REMAK; Epiblast, BALFOUR.)

**) (Motorisch-germinatives Blatt, REMAK.)

***) (Darmdrüsenblatt, REMAK; Hypoblast, BALFOUR.)

Wir betrachten nun die angedeuteten Veränderungen im einzelnen genauer.

Entwickelung des Entoderms.

Die Sonderung der Keimhaut in zwei Blätter oder die Entwickelung eines zusammenhängenden unteren Blattes fällt in die ersten Stunden der Bebrütung und ist um die 6.—10. Stunde in der Regel vollendet. Fragen wir, wie dies geschieht, so ergibt sich folgendes.

Infolge der Furchung entsteht, wie wir oben sahen, zuletzt eine in der Mitte dünnere, an den Rändern dickere, aus Furchungskugeln gebildete Scheibe.

Von diesen Elementen sind die oberflächlichen in der Entwickelung weiter voran, kleiner und körnerärmer und differenzieren sich meist schon vor dem Legen der Eier zu einem deutlichen äußeren Blatte. Die tieferen, größeren, körnerreicheren Elemente dagegen bilden am Rande der Keimhaut schon vor dem Legen des Eies eine zusammenhängende dicke untere Lage, den Keimwulst, in der Mitte dagegen stellen sie anfänglich eine noch lockere, mehrschichtige Lage dar, welche infolge der Bebrütung nach und nach zu einem zusammenhängenden einschichtigen Blatte sich gestaltet, indem ihre Elemente sich verschieben und schließlich alle in einer Ebene aneinander sich lagern. Zugleich kommen auch Teilungen derselben hinzu, infolge welcher die großen oben erwähnten Furchungskugeln allmählich verschwinden und die Zellen beider Keimblätter an Zahl zunehmen. Um letzteren Umstand richtig aufzufassen, wolle man ins Auge fassen, dass der von der Furchung betroffene Bildungsdotter natürlich nur zur Herstellung einer gewissen Zahl von Zellen ausreicht und daher die sich entwickelnde Keimhaut sehr bald auf das Material des sich auflösenden Nahrungsdotters angewiesen ist, um ihre stetig an Zahl zunehmenden Zellen zu bilden. Diese Lösung des Nahrungsdotters beginnt mit der Bebrütung, zu welcher Zeit ja auch das Auftreten von Flüssigkeit unter der Keimhaut in der Keimhöhle und im oberflächlichen weißen Dotter (*Vacuolen*) einen deutlichen Fingerzeig der statthabenden Vorgänge abgibt, und mit derselben steht eben die in der Regel jetzt erst zustande kommende vollständige Ausbildung des unteren Keimblattes in Verbindung.

Heller und dunkler Fruchthof.

Keimhäute mit vollständig ausgebildetem unteren Blatte messen 4—5 mm Durchmesser und lassen, wenn man dieselben vom Dotter ablöst, von der Fläche zwei Zonen erkennen, die der helle und der dunkle Fruchthof heißen (*Area pellucida et opaca*). Der helle Fruchthof liegt in der Mitte, ist kreisförmig und misst ungefähr die Hälfte des Durchmessers der ganzen Keimhaut. Derselbe ist anfangs ganz gleichmäßig dünn, hell und durchscheinend und wird erst später, wenn in ihm

die ersten Spuren des Embryo auftreten, in der Mitte und in seinem hinteren Teile dicker und undurchsichtiger. Umgeben ist dieser Fruchthof von einem dickeren, undurchsichtigeren, ringförmigen Saume von etwa 1 mm Breite, der *Area opaca*, welcher durch die Verdickung des Entoderms, die ich Keimwulst nannte, bedingt wird, während im Bereiche der *Area pellucida* in der Regel das Ektoderm dicker ist als das innere Keimblatt.

Nachdem die zwei Blätter der Keimhaut sich ausgebildet haben, beginnen weitere Veränderungen, welche um die 12.—15. Brütstunde zum Auftreten der ersten Spur des Embryo und zur allmählichen Entstehung einer dreischichtigen Keimhaut führen. Behufs besseren Verständnisses beschreibe ich zunächst ein dreiblätteriges Blastoderm vom Ende des ersten Tages und versuche dann erst eine Ableitung der neu aufgetretenen Gestaltungen.

Betrachtet man eine Keimhaut vom Ende des ersten oder vom Anfange des zweiten Tages von der Fläche, um welche Zeit dieselbe 7—10—12 mm Durchmesser hat, so zerfällt dieselbe im allgemeinen in zwei Zonen, die man immer noch, nach ihrer Beschaffenheit bei durchfallendem Lichte, hellen und dunklen Fruchthof (*Area opaca* und *Area pellucida*) nennen kann. Im hellen, nun birnförmig gewordenen Fruchthofe (Fig. 13, *Ap*), dessen Durchmesser $^1/_6$ — $^1/_3$ des Ganzen beträgt, findet sich in einer zur Querachse des Eies parallelen Richtung (Fig. 8) eine längliche, nicht scharf begrenzte, undurchsichtigere und in Fig. 13 nur undeutlich wahrnehmbare dickere Stelle, die Embryonalanlage, die dem hinteren Ende der *Area pellucida* näher und somit etwas exzentrisch liegt, und mitten in dieser, aber wiederum dem hinteren Ende etwas näher, unterscheidet man einen mittleren dichteren Streifen (*Pr*), den Primitivstreifen v. BAERS, oder die Achsenplatte von REMAK (Achsenstrang, HIS), dessen Grenzen ebenfalls keine scharfen sind und welcher in seiner Mitte eine seichte Furche, die Primitivrinne, trägt.

Embryonalanlage.

Primitivstreifen.

Primitivrinne.



Fig. 13.

Fig. 13. Keimhaut eines 30 Stunden bebrüteten Hühnereies, 6mal vergr. *Ao* Area opaca innerer Teil; *Ap* Area pellucida; *Pr* Primitivstreifen; *vAf* vordere Außenfalte (HIS); *Av* Area vitellina (äußerer Teil der Area opaca).

Der dunkle Fruchthof erscheint der Breite nach in zwei Hauptzonen geschieden. Die innere ist dunkler und schmal und bezeichnet denjenigen Teil der *Area opaca*, in welchem nun drei Keimblätter enthalten sind. Da in dem mittleren dieser Keimblätter, dem Mesoderm, später die ersten Blutgefäße sich entwickeln, so kann dieser Teil der *Area opaca* jetzt schon der Gefäßhof, *Area vasculosa*, heißen (Fig. 8, *ao*), während der weiter nach außen gelegene viel breitere Teil mit von Baer den Namen Dotterhof, *Area vitellina*, führen mag (Fig. 8, *av*). An diesem sind jedoch ebenfalls noch eine dünne Randzone und ein dickerer undurchsichtiger innerer Abschnitt zu unterscheiden, die wir als Innenzone und Außenzone des Dotterhofes bezeichnen wollen.

Area vasculosa.

Area vitellina.

Ax Ect Ent M M' Kw

Volle Aufschlüsse über die Beschaffenheit einer solchen Keimhaut geben jedoch erst Durchschnittsbilder, wie Fig. 14 ein solches darstellt. In dieser bedeutet *Ect* das Ektoderm, das in der ganzen Breite der Keimhaut sich erstreckt und in den mittleren Teilen verdickt ist. In derselben Ausdehnung liegt an der unteren Seite des Blastoderms das Entoderm oder das innere Keimblatt, *Ent*, das in der Mitte ganz dünn ist, an den Seitenteilen dagegen eine sehr starke Verdickung, den Keimwulst *Kw*, zeigt, der jedoch gegen den Rand ebenfalls ganz dünn ausläuft. Zwischen diesen beiden Lagen befindet sich das viel weniger ausgedehnte mittlere Keimblatt oder Mesoderm *M*, das in seiner Mitte mit dem Ektoderm verschmolzen ist und mit demselben zusammen den Primitivstreifen oder die Achsenplatte *Ax* bildet, während die seitlichen Teile zwischen den beiden andern Keimblättern dahinziehen und am Rande bei *M'* frei ausgehen.

Die Zurückführung des Flächenbildes auf das Durchschnittsbild ist leicht. Die *Area pellucida* reicht von *Ax* bis *M'*, und

Fig. 14. Querschnitt durch den Primitivstreifen und die eine Hälfte des Blastoderms eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. circa 33mal. *Ect* Ektoderm; *Ent* Entoderm; *Ax* Achsenplatte; *Kw* Keimwulst des Entoderms; *M* Mesoderm; *M'* Rand des Mesoderms an der Grenze der *Area pellucida*.

jenseits *M'* liegt die *Area opaca*, deren Gefäßhof jedoch noch ganz schmal ist und erst in Fig. 16 eine größere Entwickelung zeigt.

Eine noch weiter vorgerückte Keimhaut vom Anfange des zweiten Brüttages zeigt Fig. 15, bei der die Embryonalanlage wie aus zwei Teilen besteht, einem vorderen kürzeren und einem hinteren längeren Abschnitte, die durch eine seichte quere Einsattelung voneinander geschieden sind. Der hintere Abschnitt ist ebenso beschaffen wie früher und besitzt in seiner Mitte den Primitivstreifen (*Pr*) und die Primitivrinne, der vordere Teil dagegen lässt mehr oder weniger deutlich eine breite, seichte, longitudinale Furche und zwei sie begrenzende Längswülste (*Rw*) erkennen, und außerdem tritt im Grunde der Furche noch eine Andeutung eines mittleren dunkleren Streifens auf. Diese Teile heißen die Rückenfurche oder Medullarrinne, die Rückenwülste oder Medullarwülste und der unpaare Streifen die Rückensaite, *Chorda dorsalis*, und stellen die ersten Organbildungen des Embryo, d. h. den Vorläufer der Wirbelsäule und die Anlage des Medullarrohres dar.

Rückenfurche.
Rückenwülste.
Chorda dorsalis.

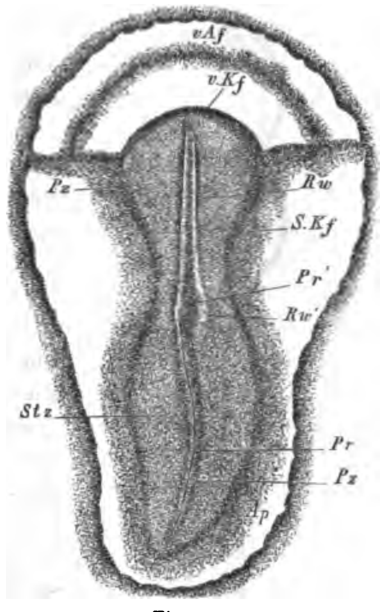


Fig. 15.

Querschnitte durch den hinteren Abschnitt eines solchen Blastoderms zeigen noch dasselbe wie früher; im Bereiche der Rückenfurche dagegen stellt sich nun zum erstenmal eine vollständige Sonderung des Mesoderms vom Ektoderm dar und fast gleichzeitig damit auch das Auftreten eines besonderen Organes im Mesoderm, der Rückensaite, während zugleich im äußeren Keimblatte der die Rückenfurche begrenzende Teil als eine dickere Platte erscheint, die den Namen Medullar-

Medullarplatte.

Fig. 15. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Eies, etwa 20mal vergr. Länge des Embryo 3 mm, der *Area pellucida* 3,8 mm. *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Rw* Rückenwülste mit der Rückenfurche zwischen denselben; *Rw'* hinteres Ende des rechten Rückenwulstes rechts vom Primitivstreifen gelegen; *Pr* Primitivstreifen; *Pr'* vorderes Ende desselben etwas nach rechts gebogen; *Ap* *Area pellucida*; *SKf* seitliche Keimfalte, die Grenze des Embryo bezeichnend; *vKf* vordere Keimfalte, die Grenze des Kopfes bezeichnend; *vAf* vordere Außenfalte (His).

platte führt. Eine Keimhaut von dieser Beschaffenheit ist in Fig. 16 wiedergegeben, aus welcher ersichtlich ist, dass die Randteile noch ebenso beschaffen sind wie früher, während in der Mitte die Rückenfurche *Rf*, die *Chorda* (*Ch*), die Rückenwülste *Rw* sichtbar sind und das Mesoderm und Ektoderm ganz getrennt erscheinen.

Nachdem wir in dem Vorhergehenden erfahren haben, dass an die Stelle der ursprünglichen zweiblätterigen Keimhaut im Laufe der Entwickelung eine dreiblätterige tritt, wenden wir uns zur Besprechung der wichtigen Frage nach der Herkunft des mittleren Keimblattes. Nach meinen Erfahrungen bildet sich das Mesoderm in der hinteren Hälfte der *Area pellucida* vom Primitivstreifen aus und wuchert von da aus nach den Randteilen weiter. Der Primitivstreifen selbst aber entsteht durch eine Wucherung der mittleren Teile des Ektoderms und bezeichnet sein Auftreten zugleich auch das erste Stadium der Bildung des mittleren Keimblattes. In der hinteren Hälfte der *Area pellucida* nämlich wuchern in einer linienförmigen Zone, welche der Achse des späteren Embryo entspricht, die tieferen Zellenlagen des Ektoderms und bilden einen anfangs begrenzten Wulst, von welchem Fig. 17 von einem bei niederer Temperatur bebrüteten Eie eine Vorstellung gibt. Dieser im Flächenbilde als Primitivstreifen erscheinende Wulst wuchert nun von sich aus ohne Mitbeteiligung der seit-

Fig. 16. Querschnitt durch den vorderen Teil einer Embryonalanlage aus einem Blastoderm von 22 Stunden von demselben Embryo, von dem auch Fig. 14 stammt. Vergr. 40mal. *Ect* Ektoderm; *Mes* Mesoderm; *Ent* Entoderm; *Ch Chorda*; *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *RM* Rand des Mesoderms; *Kw* Keimwulst (Verdickung des Entoderms mit einigen großen Furchungskugeln); *Kw'* dünne Außenzone des Dotterhofes; *R* Rand des Blastoderms mit zwei Keimblättern.

lichen Teile des Ektoderms oder des Entoderms nach allen Seiten der Keimhaut mit Ausnahme der vor dem Primitivstreifen gelegenen Gegend

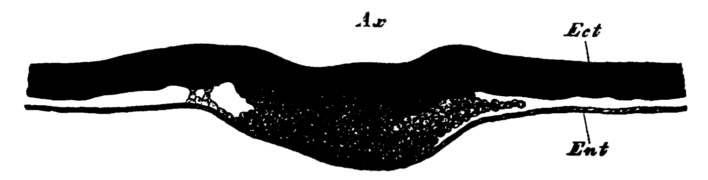


Fig. 17.

(s. unten) in eine Platte aus, schiebt sich zwischen äußerem und innerem Keimblatte immer weiter (Fig. 18) und erreicht endlich seitlich und hinter dem Primitivstreifen die Randteile der *Area pellucida* (Fig. 19). Am vorderen Ende des Primitivstreifens bleibt anfänglich eine Mesodermbildung ganz aus, dagegen wachsen schon sehr früh die vordersten Mesodermteile seitlich wie in zwei Platten aus, von welchen später noch weiter die Rede sein wird. Beim Flächenwachstume des Mesoderms ist anfangs offenbar eine vom mittleren Teile des Ektoderms ausgehende energische Zellenwucherung der Hauptfaktor. Sobald aber einmal in dieser Gegend das äußere und mittlere Keimblatt sich gelöst haben (Fig. 16), wächst das letztere durch Thätigkeit seiner eigenen Elemente in der Fläche weiter, ebenso wie die andern Keimblätter.

Nach mehreren Autoren, vor allen nach His, Gasser und Balfour, ist auch das Entoderm bei der Bildung des mittleren Keimblattes beteiligt, was ich höchstens insofern zugeben kann, als am Primitivstreifen anfangs dieses Keimblatt weniger scharf getrennt erscheint. Ganz unrichtig ist auf jeden Fall die Behauptung von Hoffmann, dass das Mesoderm nur vom Entoderm abstamme.

§ 6.

Von der ersten Erscheinung der Embryonalanlage bis zum Auftreten der ersten Urwirbel.

Nachdem im vorigen Paragraphen das erste Auftreten der drei Keimblätter geschildert worden ist, wobei notwendig auch manches auf die erste Anlage des Leibes sich Beziehende erwähnt werden musste, sind nun

Fig. 17. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines 2 Tage bei 26° C. bebrüteten Hühnereies, 117mal vergr. *Ax* Achsenplatte oder Primitivstreifen, dessen tieferer Teil die Anlage des Mesoderms ist; *Ect* Ektoderm; *Ent* Entoderm.

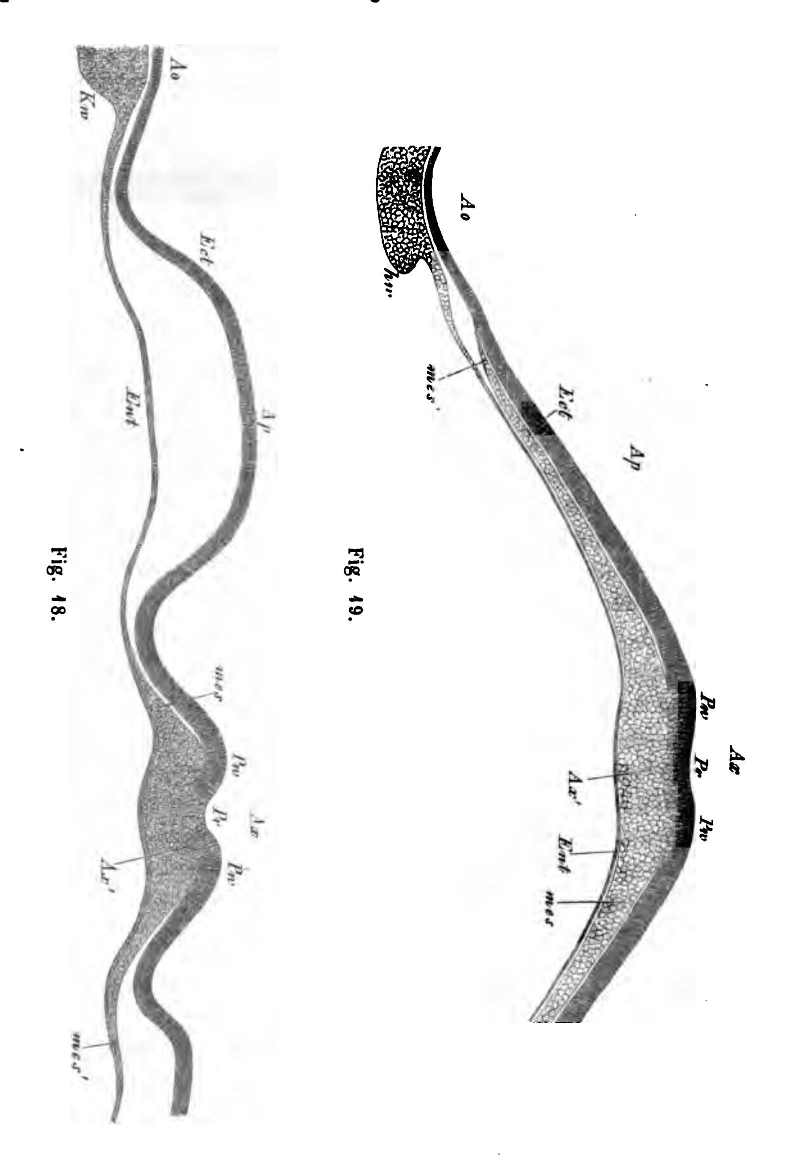


Fig. 18. Querschnitt durch einen Teil des Blastoderms eines 4 Tage bei 30° C. bebrüteten Hühnereies, 78mal vergr. *Ap Area pellucida; Ao Area opaca; Ect* Ektoderm; *Ent* Entoderm; *Ax* Achsenplatte; *Ax'* tieferer Teil derselben, der mit dem in Bildung begriffenen Mesoderm *mes* zusammenhängt; *mes'* Rand des Mesoderms; *Kw* Keimwulst des Entoderms; *Pw* Primitivwülste; *Pr* Primitivrinne.

Fig. 19. Querschnitt durch den Primitivstreifen und einen Teil des Blastoderms eines 14 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 66mal. Buchstaben wie in Fig. 18. *hw* Keimwall.

die primitiven morphologischen Gestaltungen des Blastoderms ausführlicher zu beschreiben.

In den ersten Stunden der Bebrütung zeigt die Keimhaut außer einem einfachen Flächenwachstume nichts Besonderes und erscheint wie im unbebrüteten Zustande in zwei kreisförmig begrenzte Zonen geschieden, den hellen und dunklen Fruchthof. Zwischen der 8.—10. Stunde tritt in dem größer werdenden hellen Fruchthofe eine Trübung auf, die, obschon kreisförmig begrenzt, doch exzentrisch und zwar mehr nach der Seite gelegen ist, in welcher später die hinteren Teile des Embryo sich bilden, und ihren Grund in der um diese Zeit beginnenden Verdickung des Ektoderms hat. Zwischen der 10. und 14. Stunde erscheint dann der oben schon erwähnte Primitivstreifen oder die Achsenplatte (Remak) in dem nun birnförmig gewordenen hellen Fruchthofe als ein wenig scharf begrenzter, etwa 1 mm langer und 0,2 mm breiter Streifen (Fig. 13), der dem hinteren Ende des genannten Hofes näher liegt als dem vorderen und bald nach seinem ersten Auftreten deutlich als ein schwach leistenförmig vortretender Teil des Blastoderms erscheint, der in seiner Mitte eine seichte Rinne, die Primitivrinne, trägt, die von zwei leicht vortretenden Wülsten, den Primitivfalten, begrenzt wird. In der Gegend des späteren Kopfendes des Embryo, welchem der breitere Teil der *Area pellucida* entspricht, gehen die Primitivfalten bogenförmig ineinander über, wogegen sie hinten ebenso wie die Rinne unmerklich und ohne scharfe Abgrenzung sich verlieren.

Primitivstreifen.

Primitivrinne.

Primitivfalten.

Die erste Anlage des Primitivstreifens ist ein kleiner, manchmal ganz am hinteren Ende der *Area pellucida* gelegener Wulst, oft mit seitlichen, sich zuspitzenden Ausläufern (Sichel und Sichelknopf, Koller), von dem aus der Primitivstreifen nach vorn zu sich entwickelt, aber nicht durch Längenwachstum des im Knopfe entstehenden Mesoderms (Koller), sondern dadurch, dass die Mesodermbildung vom Ektoderm aus auf immer weiter nach vorn gelegene Teile übergeht. Eine Rinne auf der Sichel (Sichelrinne Koller) ist eine nicht beständige Erscheinung.

Die Bildung des Primitivstreifens beruht, wie Schnitte lehren und wie im vorigen Paragraphen ausführlich auseinandergesetzt wurde, auf nichts anderem als auf einer axialen linearen Wucherung des Ektoderms, welche als die erste Einleitung zur Bildung des mittleren Keimblattes erscheint. Zugleich hat dieselbe aber auch eine wichtige morphologische Bedeutung, indem der Primitivstreifen die Uranlage darstellt, aus welcher nach und nach die wichtigen Achsengebilde des Embryo, das zentrale Nervensystem, die *Chorda dorsalis* und die Urwirbel sich hervorbilden.

Ist der Primitivstreifen einmal angelegt, so verdichtet sich bald der

denselben umgebende Teil der *Area pellucida*, während zugleich der Streifen in die Länge, aber nur unbedeutend in die Breite wächst. Diese Verdickung erscheint als ein trüber, den Streifen umgebender breiter Hof, der im allgemeinen den Umrissen des hellen Fruchthofes folgt und somit am Kopfende des Primitivstreifens breiter ist als am entgegen-

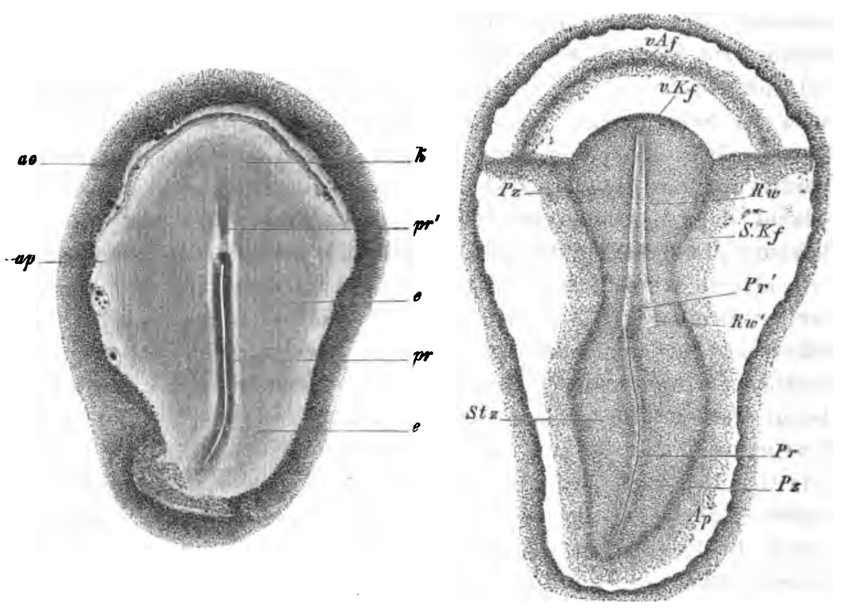


Fig. 20. Fig. 21.

gesetzten Ende. Bemerkenswert ist ferner, dass diese **Randzone** oder **Parietalzone des Primitivstreifens**, wie ich sie heiße, auch am vorderen Ende des Streifens ausgeprägter ist als am hinteren Ende, und hier entwickelt sich dann um die 15.—20. Brütstunde in ihrer Mitte ein dichterer Gewebszug, der wie ein vorderer Anhang des Primitivstreifens erscheint und der **Kopffortsatz** desselben heißen soll (Fig. 20 *p r'*). Dieser Fortsatz samt dem ihn umgebenden Teile der Randzone stellen die erste Anlage des Kopfes dar.

Randzone des Primitivstreifens.

Kopffortsatz des Primitivstreifens.

An diesen Kopffortsatz knüpft nun zunächst die weitere Entwickelung an, wie sie Fig. 21 darstellt. Indem derselbe länger wird, ent-

Fig. 20. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Hühnerembryo vom Ende des ersten Tages. Vergr. fast 14mal. *ao Area opaca*; innerster Teil; *ap Area pellucida*, *pr* Primitivstreifen; *p r'* Kopffortsatz desselben; *e* mittlere dickere Teile der *Area pellucida* oder Embryonalanlage, zu denen auch *k*, die Anlage des Kopfes, gehört.

Fig. 21. *Area pellucida* und Embryonalanlage eines 27 Stunden bebrüteten Eies, etwa 20mal vergr. Länge des Embryo 3 mm, der *Area pellucida* 3,8 mm. *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Rw* Rückenwülste mit der Rückenfurche zwischen densel-

wickelt er an seiner Oberfläche eine Furche, die im allgemeinen in der Verlängerung der Primitivrinne liegt, jedoch häufig etwas asymmetrisch und zwar auf der rechten Seite derselben steht und von zwei je länger, um so deutlicher vortretenden Wülsten begrenzt wird. Diese Furche und Wülste sind, wie die weiteren Vorgänge deutlich machen, die Rückenfurche und die Rückenwülste (*Rw*) des Kopfes in ihrer ersten Anlage und bilden sich schon am Ende des ersten oder am Anfange des zweiten Brüttages so aus, wie Fig. 21 zeigt, so dass ihre Bedeutung klar ersichtlich wird. Schon vorher aber hat das vordere Ende des Kopffortsatzes samt dem ihn umgebenden Teile der Parietalzone über die Ebene der *Area pellucida* sich etwas erhoben (Fig. 21) und zugleich sich nach unten und hinten umgeschlagen und begrenzt sich nun, vom Rücken her betrachtet, durch eine bogenförmige Linie, die vordere Keimfalte (*vKf*) von His, gegen den Fruchthof, während von der Bauchseite her ein schmaler »Umschlagsrand« sichtbar wird. Unterhalb und vor dieser Kopferhebung ist eine in früheren Stadien sehr seichte, später etwas tiefer werdende Grube, vor welcher eine zweite, der vorderen Keimfalte parallel laufende schwache Falte, die vordere Außenfalte von His (*vAf*), ihre Lage hat.

Rückenfurche. Rückenwülste.

Vordere Keimfalte.

Eine Embryonalanlage aus dieser Zeit besteht somit erstens aus einem Achsengebilde, welches hinten vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne und vorn von der Rückenfurche mit den Rückenwülsten gebildet wird, von denen die Furche in der Tiefe die Anlage der Chorda enthält, und zweitens aus einer das Ganze umgebenden Randzone, welche, im Umkreise leierförmig, im ganzen eine mäßig dicke Platte bildet und am Kopfende etwas über die Fläche der *Area pellucida* erhoben und am Rande nach unten umgeschlagen ist. Abgesehen von dieser Stelle geht die ganze Embryonalanlage mit ihren drei Blättern ganz unmerklich in die entsprechenden Lagen des hellen Fruchthofes über mit Ausnahme des Kopfendes, vor welchem der helle Fruchthof eines mittleren Keimblattes entbehrt. Nachdem der Kopfteil der Embryonalanlage eine Länge von 1,3—1,5 mm und die ganze Anlage eine solche von 3,0—3,3 mm erlangt hat, tritt etwas vor der Mitte des Ganzen die erste Spur des Halses und der späteren Gliederung des Rumpfes in Gestalt der sogenannten Urwirbel oder Ursegmente (Somiten) auf.

Gehen wir behufs eines besseren Verständnisses von einer Embryo-

ben; *Rw'* hinteres Ende des rechten Rückenwulstes, rechts vom Primitivstreifen gelegen; *Pr* Primitivstreifen; *Pr'* vorderes Ende desselben, etwas nach links gebogen; *Ap Area pellucida; SKf* seitliche Keimfalte, die Grenze des Embryo bezeichnend; *vKf* vordere Keimfalte, die Grenze des Kopfes bezeichnend; *vAf* vordere Außenfalte (His).

nalanlage aus, die diese Gliederung schon deutlich zeigt, wie sie Fig. 22 darstellt, so finden wir hier in einer noch immer birnförmigen *Area pellucida* die Embryonalanlage in Gestalt einer 3,52 mm langen, bis zu 1 mm breiten biskuitförmigen Platte, deren Kopfende *K* schon stark sich erhoben hat und wie eine selbständige Spitze von 0,3 mm Länge und 0,4 mm Breite vortritt, während die Seiten nur durch eine seichte Furche von der Ebene des hellen Fruchthofes geschieden sind und hinten eine schärfere Abgrenzung vollkommen fehlt. Die Embryonalanlage zerfällt der Breite nach in zwei Zonen, die ich mit HIS Stammzone (*Stz*) und Parietalzone (*Pz*) heißen will. Die erste zeigt am Kopfe vorn in der Mitte die tiefe, 0,085 bis 0,114 mm breite Rückenfurche (*Rf*), begrenzt von den stark erhobenen, etwas hinter dem freien Kopfende einander am meisten genäherten Rückenwülsten (*Rw*), deren Dicke aus den zwei sie begrenzenden Linien ersehen werden kann und die am Kopfe bogenförmig ineinander übergehen. Weiter nach hinten wird die Rückenfurche immer seichter und breiter und die Wülste niedriger, bis endlich die letzteren etwas vor den Urwirbeln kaum mehr merkliche Erhöhungen bilden. Dann folgt eine Gegend, die erste Anlage des Halses, in welcher die etwas eingeschnürte Stammzone zu beiden Seiten 2 oder 3 ziemlich gut abgegrenzte rechteckige Zellenmassen, die ersten Urwirbel (*Uw*), zeigt, und hinter diesen erscheint in der Mitte der Stammzone der Primitivstreifen (*Pr*) mit der Primitivrinne, welcher leicht geschlängelt bis zum hinteren Ende der Embryonalanlage verläuft und 1,79 mm in der größten Längenerstreckung misst. Das vordere Ende des Primitivstreifens ist hier nicht mehr scharf begrenzt wie früher, sondern geht unmerklich in den Boden der noch hinter den Urwirbeln vor-

Stammzone. Parietalzone.

Urwirbel.

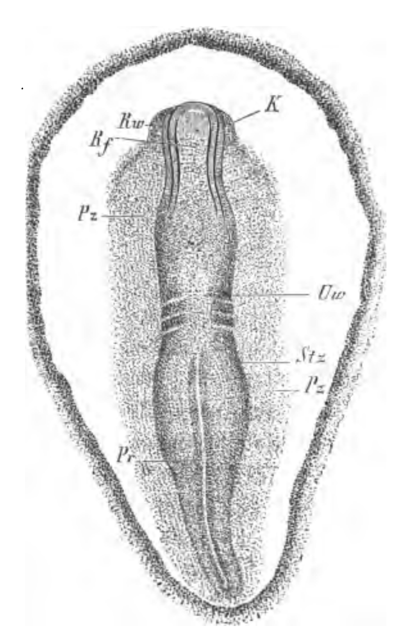


Fig. 22.

Fig. 22. *Area pellucida Ap* und Embryonalanlage mit 3—4 Urwirbeln eines Hühnerembryo am Anfange des 2. Tages (30 Stunden), 20mal vergr. *Rf* Rückenfurche; *Rw* Rückenwülste; *K* Kopfanlage, vortretender Teil; *Stz* Stammzone; *Pz* Parietalzone; *Uw* Urwirbel; *Pr* Primitivstreifen.

handenen breiten und seichten Rückenfurche aus. Die den Primitivstreifen begrenzende Stammzone ist in der Gegend des vorderen Endes des Streifens am breitesten, verschmälert sich nach hinten rasch und ist an der hinteren Hälfte des Streifens nur noch als schmaler Saum vorhanden, der an dem allerletzten Ende desselben undeutlich wird.

Die Parietalzone der Embryonalanlage (Fig. 22, *Pz*) ist der Rest der früheren Randzone des Primitivstreifens, der nicht in die Bildung der Stammzone aufging. Am vorderen Kopfende schmal, wird dieselbe bald breit und zieht dann fast in gleicher Breite und nur in der Gegend der Urwirbel etwas eingeschnürt nach hinten, um erst in der Region der hinteren Hälfte des Primitivstreifens sich allmählich zu verschmälern. Ganz hinten reicht diese Parietalzone ebensoweit, wie das hier scharf begrenzte Ende des Primitivstreifens, und stehen beide nur um eine geringe Größe von dem Rande der *Area pellucida* ab, während vorn der Abstand mehr beträgt.

Betrachtet man einen solchen Embryo von der unteren oder Bauchseite, so erscheint der nun ganz deutliche Umschlagsrand am Kopfende, der eine Länge von 0,2 mm besitzt. Dieser Rand deckt schon in diesem Stadium eine Grube oder kleine Höhle, welche nichts anderes ist als die erste Anlage des Vorderdarmes, und der noch weite Eingang in dieselbe ist der sogenannte vordere Darmeingang oder die vordere Darmpforte, nicht zu verwechseln mit der später an einem ganz andern Orte entstehenden Mundöffnung.

Vorderdarm.

Vordere Darmpforte.

Fragen wir nun, wie der in Fig. 22 dargestellte Zustand aus dem in Fig. 20 gezeichneten sich entwickelt, so ergibt sich folgendes. Während der Primitivstreifen im ganzen anfangs sich nicht wesentlich verkleinert, vergrößert sich im Verlaufe der weiteren Entwickelung der gesamte Kopfteil der Embryonalanlage ganz erheblich und erreicht nach und nach, zusammen mit dem an ihn sich anschließenden vordersten Halsteile, der nun auch in die Erscheinung tritt, die Länge eines Dritteils des Ganzen und darüber. Im Zusammenhange damit bildet sich der vordere Teil der Embryonalanlage auch in seiner Mitte und an seinem vorderen Ende immer mehr aus. Hier wird der Umschlagsrand immer größer und die vordere Keimfalte schärfer, während das Kopfende selbst, das anfangs sehr breit ist, nach und nach als ein besonderer Anhang auftritt. Dort gestaltet sich die Rückenfurche immer breiter und erheben sich allmählich ihre Ränder in der Nähe des freien Kopfendes. Zugleich mit diesen Veränderungen wird am vorderen Teile eine Stammzone und eine Parietalzone deutlich, und in ersterer zeigen sich dann die ersten Spuren der Urwirbel. Das erste, was man von diesen erkennt, ist eine Lockerung des Zusammenhanges der Elemente

in der Querrichtung in einer Gegend, die etwa 0,14 mm vor dem Primitivstreifen gelegen ist, welche Lockerung bald zu einer die seitlichen Teile der Stammzone scheinbar trennenden Spalte führt, die jedoch, wie Längsschnitte lehren, nur im mittleren Keimblatte ihre Lage hat. Zu dieser ersten Spalte der rechten und linken Seite gesellt sich

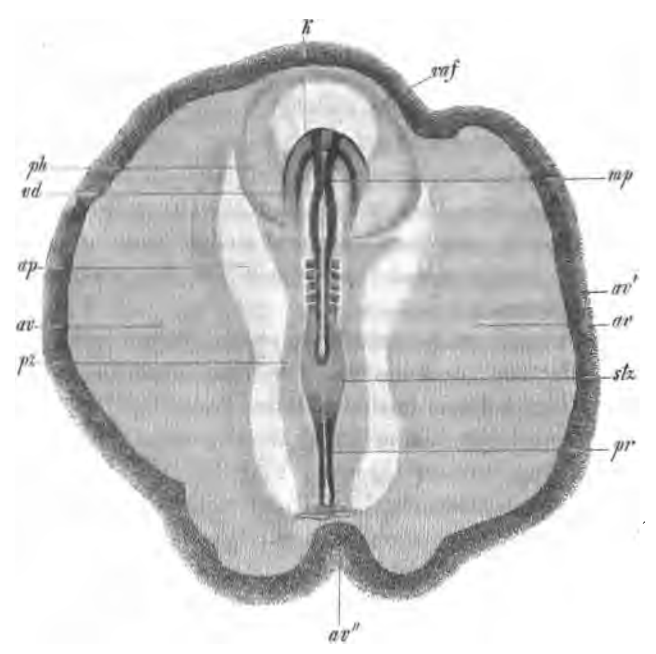


Fig. 23.

bald eine zweite, weiter nach hinten gelegene, die ebenfalls um etwa 0,14—0,19 mm vom Primitivstreifen entfernt ist, was beweist, dass während der Bildung der Urwirbel eine Verschiebung des Primitivstreifens nach hinten statthat. Mit der Ausbildung der ersten und zweiten Spalte ist die Anlage eines Urwirbels gegeben, der jedoch nicht der vorderste ist, indem bald vor der ersten Spalte noch eine solche entsteht. Der so auftretende, der Zeit nach zweite Urwirbel ist der vorderste von allen, indem von nun an alle neuen Spalten und Urwirbel hinter der

Fig. 23. Embryonalanlage von 3,5 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnerembryo. Vergr. 14,3 mal. *Av Area vasculosa*, nur in ihrem dichteren Randteile *av'* (der Anlage der *Vena terminalis*) schattiert; *av''* selten vorkommende Einbiegung der *Area vasculosa* in der Gegend des Primitivstreifens; *ap Area pellucida*; *pr* Primitivstreifen mit Primitivrinne, am hinteren Ende mit querstehender Verbreiterung (Sichel, KOLLER); *stz* Stammzone der Embryonalanlage mit 5 Urwirbeln; *pz* Parietalzone; *mp* Medullarplatte; *K* abgeschnürtes Kopfende; *vaf* vordere Amnionfalte; *ph* Parietalhöhle am Kopfe; *vd* vordere Darmpforte.

zweitersten Spalte und dem zuerst auftretenden Urwirbel sich bilden. Noch sei bemerkt, dass die zuerst auftretenden Urwirbel anfangs sehr breit sind und am Rande ohne scharfe Grenze sich verlieren. Später ziehen sie sich medianwärts zusammen, verdicken sich und erscheinen dann schmäler und schärfer begrenzt.

Wir gehen nun weiter in der Betrachtung der Embryonalanlagen von der Fläche und finden bei einer solchen aus der 36. Stunde, die jedoch nur 3,5 mm Länge besaß (Fig. 23), folgende Verhältnisse: Die ganze Embryonalanlage ist schmäler und länger geworden und beruht das Längenwachstum vor allem auf einer Zunahme des Kopfteiles und der zwischen dem ersten Urwirbel und dem vorderen Ende des Primitivstreifens gelegenen Teile, während dieser nach und nach an Länge abnimmt.

Von den einzelnen Teilen tritt nun der Kopf länger und schärfer hervor und ist die Rückenfurche etwas hinter dem vordersten Ende desselben durch Vereinigung der Rückenwülste bereits geschlossen, so jedoch, dass die Schlussnaht der Medullarplatte (*Mp*) noch deutlich erkannt wird. Am vordersten Ende des Kopfes (*K*) besteht jedoch die Rückenfurche noch als eine weite Rinne und ebenso öffnet sich dieselbe von der Mitte des Kopfes an wieder und wird bald so breit wie die Stammzone, in welchem Zustande sie dann bis in die Gegend der Urwirbel und noch weiter sich erhält, indem sie zugleich immer mehr sich abflacht. Hinten zwischen den Buchstaben *stz* und *pz* geht die Rückenfurche sich verschmälernd in die Primitivrinne über und diese zieht wie früher bis zum hintersten Ende des Primitivstreifens.

Die Urwirbel sind bei diesem Embryo schärfer gezeichnet als früher, vier an der Zahl, mit einem in Bildung begriffenen fünften Wirbel. Hinter den Urwirbeln zieht sich die Stammzone bis zum Anfange des Primitivstreifens sich verbreiternd fort, um von da an bald wieder abzunehmen und schließlich ganz schmal auszulaufen. Die Parietalzone ist schmäler und in den meisten Gegenden nicht schärfer begrenzt als früher, mit Ausnahme des Kopfes, wo dem anders ist. Von der Bauchseite aus (Fig. 24) sieht man den Umschlagsrand des vorderen Kopfendes viel weiter nach hinten gerückt und so im Kopfe eine schon ansehnliche Höhlung als Anlage des Vorderdarmes gebildet, die noch immer einzig und allein von der vorderen Darmpforte (*vd*) her zugängig ist. Der Rand, der diese Öffnung begrenzt, setzt sich nach wie vor in das Blastoderm der *Area pellucida* fort, doch zeigt sich jetzt das Neue, dass in der Dicke des Umschlages, der den Vorderdarm seitlich begrenzt, jederseits eine Spalte, die Parietalhöhle (*ph*), in der das Herz sich bildet, entstanden ist, so dass der Umschlag des Kopfes nun an zwei Punkten in die Keimhaut sich fortsetzt. Die vordere Verbindungsstelle sieht man an Fig. 23

bei *vaf* und ist dieselbe nichts als die spätere vordere Amnionfalte, während die hintere von *v d* oder dem Rande der vorderen Darmpforte ausgeht. Die Bedeutung aller dieser Teile kann erst später näher erörtert werden, doch gebe ich zur vorläufigen Orientierung noch einen Hinweis auf Fig. 37.

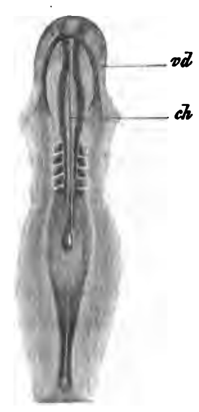


Fig. 24.

Ich schildere nun noch einen Embryo von 40—42 Stunden (Fig. 25, 26) und hebe nur die Verhältnisse hervor, die einen Fortschritt gegenüber dem Embryo der Fig. 23 beurkunden. Der Embryo besitzt eine Gesamtlänge von 4,2 mm, von der 1,45 mm auf den Kopf, 0,80 mm auf die Gegend der Urwirbel und 1,95 mm auf das hintere Leibesende kommen, von denen 0,85 mm dem Primitivstreifen angehören. Am Kopfe ist nun die Rückenfurche ganz geschlossen, mit Ausnahme des allervordersten Endes, wo dieselbe noch ein wenig offen steht, und ist mit dem Schlusse der Furche nun auch das Gehirn angelegt, welches aus der die Furche zunächst begrenzenden Substanzlage, der sogenannten Medullarplatte, entsteht. An der Gehirnanlage sind um diese Zeit bereits drei Teile zu unterscheiden, welche Vorderhirn (*Vh*), Mittelhirn (*Mh*) und Hinterhirn (*Hh*) oder 1., 2. und 3. Hirnblase heißen, von welchen das Vorderhirn den breitesten Teil darstellt. Im übrigen ist der Kopf stärker abgeschnürt als früher, der Umschlagsrand an der Bauchseite länger und somit auch der Vorderdarm besser entwickelt. Zugleich zeigt sich als neues Gebilde in der Spaltungslücke der vorderen Wand des Vorderdarmes das Herz (*H*) in seiner nahezu primitivsten Form eines geraden Kanals, der nach hinten mit den Anlagen zweier Venen, der *Venae omphalo-mesentericae* (*om*), verbunden ist und vorn zwei Aortenbogen abgibt.

Gehirn.

Vorderhirn. Mittelhirn. Hinterhirn.

Venae omphalo-mesentericae. Arcus aortae.

In der Halsgegend des Embryo erkennt man sieben deutlich abgegrenzte Urwirbel, und findet sich auch hier die Rückenfurche bis hinter dem 2. Urwirbel geschlossen und somit das Medullarrohr auch hier angelegt. Weiter rückwärts tritt die Furche wieder auf (bei *omr*), ist jedoch im Bereiche der Urwirbel eng, um erst hinter denselben rasch sich zu erweitern und dann in der Gegend des vorderen Endes des Primitivstreifens allmählich sich zu verlieren.

Fig. 24. Der Embryo der Fig. 23 von der Bauchseite: *vd* vordere Darmpforte; *ch* Chorda, hinten in der Gegend des vorderen Endes des Primitivstreifens beginnend, in ihrem vorderen Ende wegen etwas schiefer Lagerung der Teile nicht sichtbar.

Die **Parietalzone**, die im Holzschnitte nicht besonders bezeichnet ist, ist am Kopfe schmal, etwas breiter in der Gegend der Urwirbel und am breitesten am hinteren Leibesende.

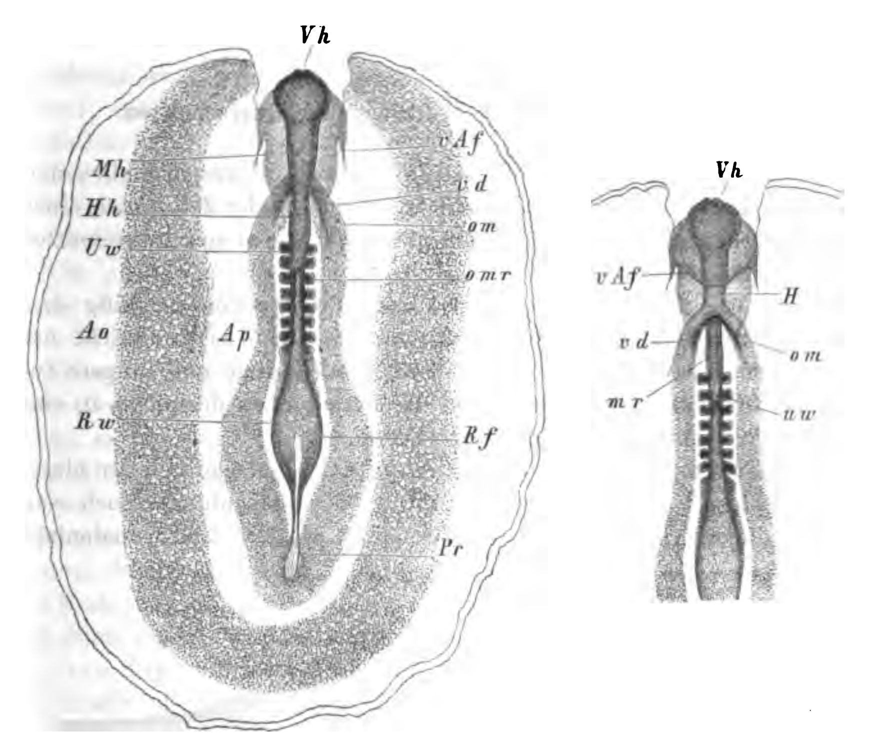


Fig. 25. Fig. 26.

Die **Keimhaut** des zuletzt geschilderten Embryo zeigt eine schmale und leierförmige *Area pellucida*. Die *Area vasculosa* hat in der Breite 4,5 mm und in der Länge 6 mm und lässt, obschon noch keine Gefäße sichtbar sind, die Anlage der Randvene deutlich erkennen.

Fig. 25. Embryo von 4,2 mm Länge vom zweiten Brüttage mit der *Area pellucida* und *vasculosa* von der Rückseite, etwas über 15mal vergr. *Ao* Gefässhof, durch die Anlage der Randvene begrenzt, im äußeren Teile nicht schattiert. (Die Anlagen der Blutgefäße sind nicht dargestellt.) *Ap Area pellucida*; *Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *omr* Stelle, wo das Medullarrohr sich öffnet; *Rw* Rückenwülste; *Rf* Rückenfurche, weit offen; *Uw* Urwirbel; *Pr* Primitivstreifen; *vd* vordere Darmpforte; *om Venae omphalo-mesentericae* (Anlage); *vAf* vordere Amnionfalte.

Fig. 26. Vorderer Teil desselben Embryo von der Bauchseite. Buchstaben wie vorhin. Außerdem: *H* Herzanlage als gerader Schlauch, dessen vorderes Ende nicht deutlich genug vom durchschimmernden Vorderhirn abgesetzt erscheint; *mr* Medullarrohr.

Über den Gefäßhof hinaus reicht noch als breiter Rand der nicht dargestellte Dotterhof mit kreisrunder Begrenzung, in dem der innere Teil dunkler erscheint als der äußere.

§ 7.

Verhalten junger Embryonalanlagen auf Querschnitten.

Nach Schilderung der Art und Weise, wie die ersten Embryonalanlagen im Flächenbilde auftreten, ist es nun an der Zeit, auch einen Blick auf den inneren Bau derselben zu werfen, wie er aus Querschnitten sich ergibt.

Querschnitte von Embryonen vom 2. Tage.

Als Beispiel wähle ich einen älteren Embryo von beiläufig dem Alter des in Fig. 25 dargestellten, weil an einem solchen nicht nur ältere, sondern auch, am hinteren Leibesende, junge und jüngste Zustände zusammen vorkommen und die Beziehungen derselben zu einander nicht unschwer sich erkennen lassen.

Beginnen wir mit der Untersuchung von Querschnitten der hinter den Urwirbeln gelegenen Gegend, da, wo die Rückenfurche noch weit ist, so finden wir folgende Verhältnisse (Fig. 27). Die Embryonalanlage

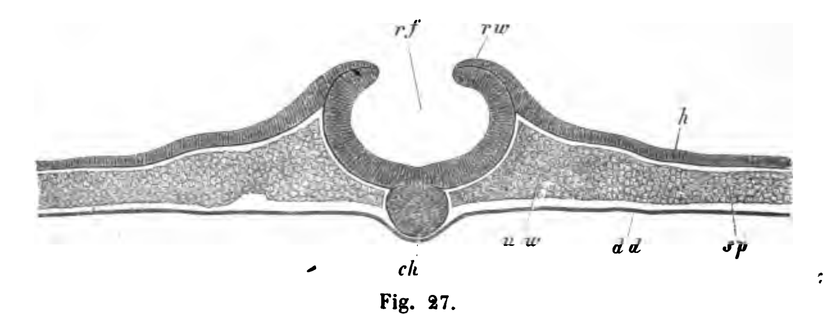


Fig. 27.

besteht aus drei gut getrennten Lagen, von denen die innere, das Darmdrüsenblatt (Remak) oder das Entoderm (*dd*), keinerlei Eigentümlichkeiten darbietet, außer dass sie überall von gleicher mäßiger Dicke ist, während im Mesoderm oder mittleren Keimblatte in der Mitte als besonderes Organ die Chorda (*ch*) erscheint und das äußere Keimblatt oder das Ektoderm die tiefe Rückenfurche (*rf*) zeigt.

Fig. 27. Querschnitt eines Hühnerembryo, bez. N. XI, von der 2. Hälfte des 2. Tages aus der Gegend hinter den Urwirbeln, wo die Rückenfurche weit offen ist. Vergr. 83mal. *rf* Rückenfurche, von der Medullarplatte ausgekleidet; *rw* Rückenwülste; *h* Hornblatt, seitlicher Teil des Ektoderms; *ch* Chorda; *uw* Urwirbelplatten (Remak); *sp* Seitenplatten (Remak); *dd* Darmdrüsenblatt (Entoderm).

Genauer bezeichnet zerfällt das Ektoderm in zwei Teile. Der dickere mediale Teil ist die **Medullarplatte** von REMAK, die, 37—43 μ dick, eine 0,15 mm tiefe und bis zu 0,19 mm breite Furche, die Rückenfurche (*rf*), auskleidet, welche durch stark vortretende Wülste, die **Rückenwülste** oder **Medullarwülste** (*rw*), begrenzt wird. An diesen geht die Medullarplatte scharf sich umbiegend in einen dünnen Teil des Ektoderms, das sogenannte **Hornblatt** (*h*) von REMAK, über, das erst der Medullarplatte genau anliegt, bald jedoch von derselben sich abhebt und dünner werdend als Bekleidung des Mesoderms weiter läuft.

Medullarplatte. Rückenwülste. Hornblatt.

Dem Baue nach bestehen die Medullarplatte und die dickeren Teile des Hornblattes aus zwei bis drei Lagen senkrecht stehender schmälerer Zellen, die dünneren Teile aus nur einer Zellenschicht, welche bald die Natur eines gewöhnlichen Pflasterepitheliums annimmt.

Im **Mesoderm** lenkt die *Chorda dorsalis* oder **Rückensaite** (*ch*) das Hauptaugenmerk auf sich, ein beiläufig kreisrunder, unterhalb der Mitte der Medullarplatte gelegener Körper von 97 μ Breite und 81 μ Dicke, an dem starke Vergrößerungen eine Zusammensetzung aus runden kernhaltigen Zellen, aber keine besondere Umhüllungsmembran nachweisen. Scharf geschieden von diesem Strange, der als Vorläufer der Wirbelkörpersäule aufzufassen ist, sind die seitlichen Teile des Mesoderms, deren dickere mediale Teile (*uw*) im Bereiche der Stammzone der Embryonalanlage mit REMAK die **Urwirbelplatten** heißen, welche sich dann ohne Grenze in die dünneren Seitenteile (*sp*) oder die **Seitenplatten** (REMAK) fortsetzen, welche so weit reichen als die Parietalzone der Flächenbilder und dann unmittelbar in das noch dünnere Mesoderm der *Area pellucida* übergehen.

Chorda dorsalis. Urwirbelplatten. Seitenplatten.

Vom Rande dieses Fruchthofes aus erstreckt sich dann das Mesoderm jederseits noch beiläufig auf 1,5 mm Breite in die Randteile des Blastoderms hinein und begrenzt sich mit einer Verdickung, der Anlage der Randvene des späteren ersten Gefäßsystems. Das ganze Mesoderm besteht aus rundlichen Zellen und zeigt die ersten Andeutungen der Gefäßbildung, von denen später im Zusammenhange gehandelt werden soll.

Das **Entoderm** (*dd*) endlich besteht in der Gegend der Embryonalanlage aus einer einfachen Schicht platter Pflasterzellen. Gegen den Rand der *Area pellucida* zu werden diese Zellen allmählich höher und mehr cylindrisch und gehen in der *Area vasculosa* in große, zum Teil mehrschichtige, zum Teil einschichtige Elemente über, die im Gefäßhofe eine Lage von 54—64 μ Dicke und im Dotterhofe anfangs eine solche von 108—130 μ Mächtigkeit, den von mir sogenannten **Keimwulst**, bilden (Fig. 10, 16, 19). Im Dotterhofe verschmächtigt sich dann übrigens das

Entoderm. Keimwulst.

Entoderm nach und nach und läuft schließlich mit dem Ektoderm zusammen ganz dünn aus.

Wir wenden uns nun zu einer vorderen Gegend, die immer noch hinter den Urwirbeln, aber dicht an denselben liegt (Fig. 28). Hier

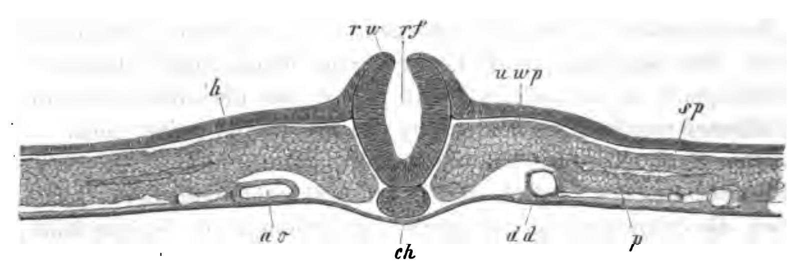


Fig. 28.

finden wir die beiden äußeren Keimblätter in wesentlich andern Zuständen. Im äußeren Keimblatte ist die Rückenfurche tiefer und der Eingang zu derselben spaltenförmig geworden, indem die Rückenwülste einander sich genähert haben. So ist nun die Medullarplatte aus der Gestalt einer Halbrinne nahezu in die eines Rohres übergegangen, und erkennt man deutlich in demselben die Anlage des Medullarrohres. Im Mesoderm ist die Chorda dünner als früher und etwas abgeplattet, die Urwirbelplatten dagegen dicker und auch in der Form anders gestaltet. Als Novum tritt nun ein Gefäßlumen an der Grenze zwischen Urwirbelplatten und Seitenplatten unmittelbar am Entoderm auf, welches nichts anderes ist als die *Aorta descendens*, und andere Gefäßschnitte können auch noch weiter nach außen in den tiefsten Teilen des Mesoderms sichtbar sein. Außerdem verdient Beachtung eine dünne Spalte in den Seitenplatten (*p*), die Peritonealspalte, welche als die erste Andeutung der großen visceralen Leibeshöhle anzusehen ist.

Aorta.

Peritoneal-spalte.

Aus der Gegend der Urwirbel stammt Fig. 29, die die mittleren Teile des Blastoderms eines 42stündigen Embryo darstellt. Dieselbe zeigt das Medullarrohr ganz geschlossen und vom Hornblatte abgeschnürt. Ferner sind nun die Urwirbel deutlich als große, rundlich viereckige Massen (*uw*) zu erkennen, wenn auch von den Seitenplatten (*sp*) nicht vollkommen abgeschnürt. Da, wo die Seitenplatten an die Urwirbel angrenzen, liegt eine von den ersteren abgeschnürte Zellenmasse (*ung*), die nichts anderes ist als die erste Anlage des Urnierenganges.

Medullarrohr.

Urnierengang.

Fig. 28. Querschnitt von demselben Hühnerembryo, No. XI, wie Fig. 26, etwas weiter vorn. Vergr. 83mal. Buchstaben dieselben. Außerdem: *ao Aorta descendens*; *uwp* Urwirbelplatte; *p* Spalte in den Seitenplatten, erste Andeutung der Pleuroperitonealhöhle.

Weiter nach vorn zeigen nur noch wenige Schnitte den Urnierengang, worauf derselbe dann in der Gegend der vordersten Urwirbel fehlt. Die übrigen Veränderungen in der Urwirbelgegend, die Fig. 29 zu erkennen gibt, lassen sich dahin bezeichnen, dass die Aorten näher zusammenrücken, Urwirbel, Mark und Chorda dicker werden und die

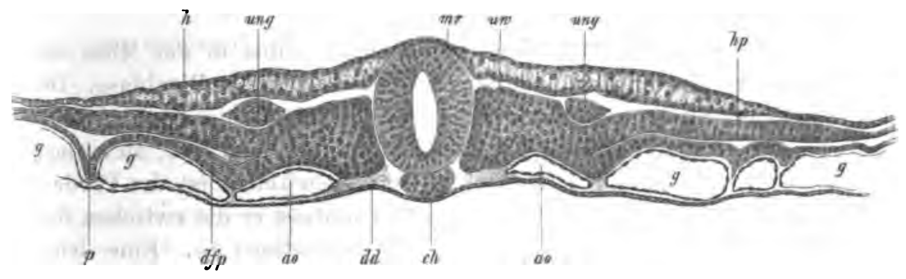


Fig. 29.

Seitenplatten nun deutlich die Peritonealspalte (Coelomspalte) *p* zeigen und in eine obere Lage *hp*, die **Hautplatte**, Remak (Somatopleura, Foster und Balfour), und eine untere Schicht *dfp*, die **Darmfaserplatte**, Remak (Splanchnopleura, F., B.), gespalten sind.

Hautplatte.
Darmfaserplatte.

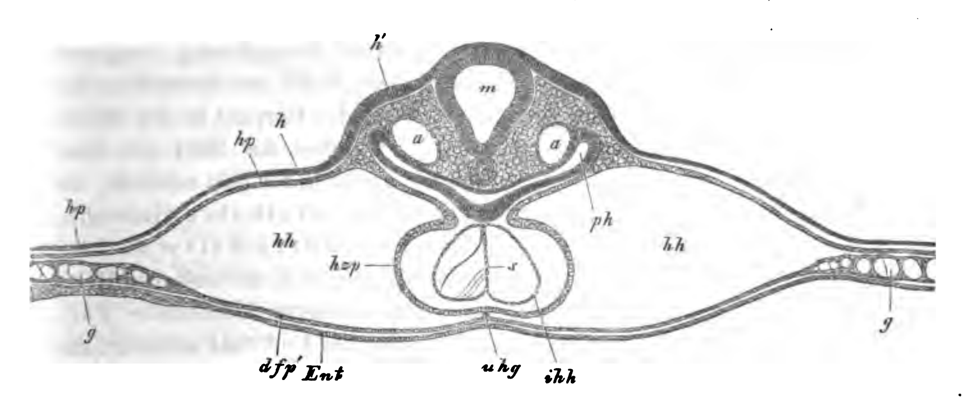


Fig. 30.

Fig. 29. Querschnitt eines Hühnerembryo von 42 Std., aus der Gegend der Urwirbel. Vergr. Syst. IV. Ocul. 3, langer Tubus eines großen Hartnack. Buchstaben wie bei Fig. 27 und 28. Außerdem: *mr* Medullarrohr; *ung* Urnierengang; *uw* Urwirbel; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *gg* Gefäße.

Fig. 30. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden, ungefähr von demselben Alter wie der, dem die Schnitte 26, 27, 28 und 29 entnommen wurden. Vergr. 61mal. *m Medulla oblongata; h* Hornblatt; *h'* verdickter Teil des Hornblattes in der Gegend, wo später die Gehörgruben entstehen;

Die Gegend vor den Urwirbeln zeigt bei Embryonen dieses Alters in langer Ausdehnung den Vorderdarm angelegt und an seiner vorderen Wand anliegend das Herz (s. auch den Längsschnitt Fig. 60). Als Beispiel wähle ich eine Gegend, in der das Herz sichtbar ist, und gebe einfach eine Beschreibung des Querschnittes (Fig. 30), ohne auf die Geschichte der Entstehung des Herzens einzugehen, die weiter unten im Zusammenhange geschildert werden soll.

Der Schnitt zeigt im Leibe des Embryo selbst in der Mitte die Chorda dorsalis und das Medullarrohr (*m*), d. h. die 3. Hirnblase. Die große quere Spalte vor diesen Teilen (*ph*) ist die Höhle des Vorderdarmes, dessen Epithel an gewissen Stellen auffallend dick, an andern wiederum sehr dünn ist. Mit seinen seitlichen Teilen ist der Vorderdarm stark nach hinten gebogen und hier umfasst er die zwischen ihm und dem Medullarrohre gelegenen *Aortae descendentes* (*a*). Eine dritte Biegung abwärts zeigt derselbe an der vorderen Wand in der Mitte, da, wo außen das Herz ansitzt. Alle Zellenmassen, die das Medullarrohr, die Aorten und die Chorda umgeben, gehören dem Mesoderm an und entsprechen der Stammzone desselben, die am Rumpfe die Urwirbel erzeugt, weshalb man die entsprechenden Teile am Kopfe Urwirbelplatten des Kopfes nennen kann (Remak). Am Rande des Darmes gehen diese Platten unmittelbar einmal in die Hautplatte (*hp*) und zweitens in die Darmfaserplatte über. Letztere, deren Bezeichnung vergessen wurde, setzt sich wieder fort in die äußere Wand des Herzschlauches (*hzp*), und diese bildet an der unteren Seite des Herzens in der Mittellinie das untere Herzgekröse (*uhg*), welches das Herz mit einer dünnen Haut verbindet, die von vorn die große Höhle (*hh*) schließt, die das Herz enthält, die man am besten mit His Parietalhöhle (Halshöhle, Remak) nennen kann. Diese Wand oder die vordere Halswand besteht aus einer Fortsetzung der Darmfaserplatte, d. h. der äußeren Herzwand, *dfp'*, und dem unter dieser gelegenen inneren Keimblatte (*Ent*). Im Herzen ist die innere Herzhaut (*ihh*) oder das Endothel sichtbar, das um diese Zeit noch einen doppelten Schlauch mit einem Septum (*s*) bildet. Die seitlichen Teile des Holzschnittes beim Buchstaben *g* gehören dem innersten Teile der *Area opaca* an.

Vorderdarm.

Urwirbelplatten des Kopfes.

Unteres Herzgekröse.

Parietalhöhle.

Endlich beschreibe ich noch einen stärker vergrößerten Querschnitt durch den Kopf des Embryo, von dem Fig. 27 und 28 stammen. Derselbe (Fig. 31) zeigt als interessanteste Eigentümlichkeit bei *m* die

a Aorta descendens; *ph* Pharynx (Vorderdarm); *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte (äußere Herzwand); *uhg* unteres Herzgekröse, übergehend in *dfp'*, die Darmfaserplatte, die mit dem Entoderm den vorderen Teil der Wand der Parietalhöhle *hh* bildet; *ihh* innere Herzhaut mit dem Septum (Endothelialrohr); *g* Gefäße der *Area opaca*.

Mundbucht. **Mundbucht** vom Ektoderm oder Hornblatte bekleidet, welches hier an das Entoderm (*ent*) des Pharynx (*ph*) angrenzt. An dieser Stelle tritt später ein Durchbruch auf, nachdem die Mundbucht sich noch mehr vertieft hat, wodurch der Darm eine vordere Ausmündung erhält, während aus der Mundbucht die primitive Mundhöhle hervorgeht. Außerdem zeigt der Schnitt in der vorderen Schlundwand die aufsteigenden Aorten (*a*) und hinter dem Pharynx die absteigenden Teile dieser Gefäße (*a'*) und vom Gehirn die 2. Hirnblase oder das Mittelhirn.

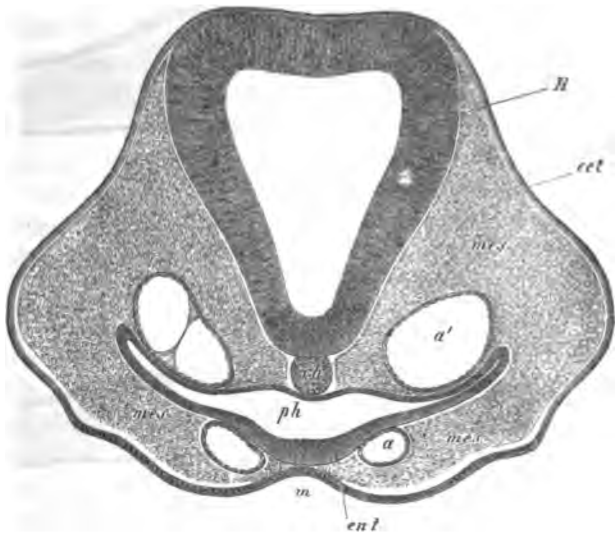


Fig. 31.

Nach Verfolgung der Schnitte dieses Embryo nach dem Kopfe zu und nach Würdigung der hier allmählich auftretenden Differenzierungen wollen wir nun auch die einfacheren, am hinteren Leibesende stattfindenden Verhältnisse ins Auge fassen und zwar an der Hand der Fig. 32 und 33, die alle demselben Embryo angehören, dessen vordere Querschnitte eben beschrieben wurden.

Diese Serie lässt folgende Verhältnisse erkennen. Zuerst verschmelzen in einer Gegend, in der die Rückenfurche noch sehr deutlich ist, die Medullarplatte und die Chorda miteinander, doch sind dieselben anfänglich noch von den Urwirbelplatten getrennt. Dann wird die Rückenfurche schmäler, die Medullarplatte und Chorda verschwinden als deut-

Fig. 31. Querschnitt durch den Kopf des Hühnerembryo No. XI, 101mal vergr. *H* Mittelhirn; *ch* Chorda; *a Aorta ascendens; a' Aorta descendens; ph* Schlund; *m* Mundbucht; *ect* Ektoderm; *ent* Entoderm; *mes* Mesoderm oder Kopfplatten.

lich unterscheidbare Bildungen und gehen seitlich ohne Grenze in das mittlere Keimblatt über; doch ist bemerkenswert, dass an den Rückenwülsten das Hornblatt bis an den Eingang der Furche deutlich ist (Fig. 32). Endlich tritt (Fig. 33) eine echte Achsenplatte oder ein Primitivstreifen auf. Die Primitivrinne (*pr*) ist die Fortsetzung der Rückenfurche

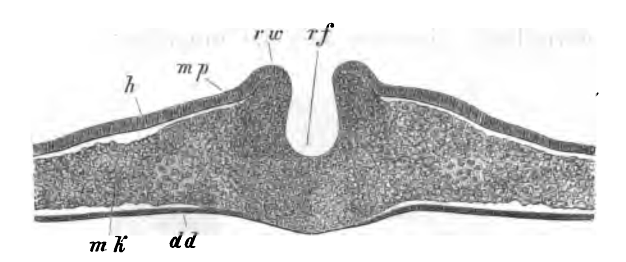


Fig. 32.

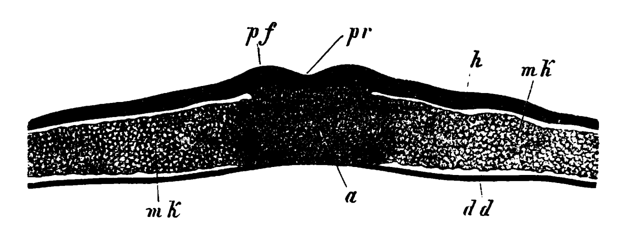


Fig. 33.

(Fig. 32 *rf*) und die Primitivfalten (*pf*) die der Rückenwülste (Fig. 32 *rw*), und sind beide diese Bildungen anfänglich noch besser ausgeprägt als später (Fig. 33), wo ihre Verhältnisse ganz an die primitiven jüngsten Embryonalanlagen erinnern, nur dass das Mesoderm dicker ist.

Fig. 32. Querschnitt des hinteren Leibesendes des Embryo No. XI, 83mal vergr. Rückenfurche enger. Medullarplatte, Chorda und mittleres Keimblatt nicht gesondert. *h* Hornblatt; *mp* Medullarplatte; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *dd* Darmdrüsenblatt; *mk* mittleres Keimblatt.

Fig. 33. Querschnitt des Embryo der Fig. 32 und 31 aus der Gegend des Primitivstreifens. Vergr. 83mal. *h* Hornblatt; *mk* mittleres Keimblatt; *dd* Darmdrüsenblatt; *pr* Primitivrinne; *pf* Primitivfalten; *a* Achsenplatte oder Primitivstreifen.

§ 8.

Weitere Umbildungen des Hühnerembryo bis zum Auftreten der Leibeskrümmungen.

Wir verließen den Hühnerembryo auf der durch Fig. 25 S. 43 wiedergegebenen Stufe und gehen nun zur Besprechung der weiteren Stadien über, indem wir Fig. 34 und 35 als Grundlage nehmen.

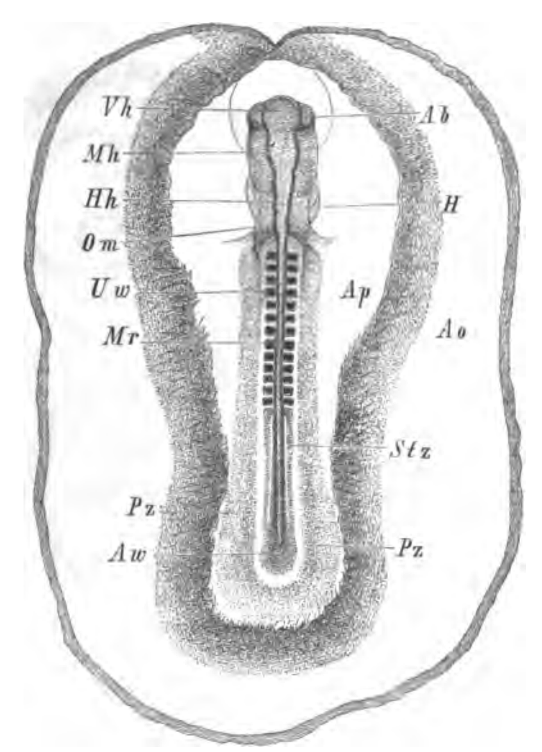


Fig. 34.

Werfen wir zuerst einen Blick auf den Embryo als Ganzes, so ergibt sich, dass derselbe, während er langsam an Größe zunimmt, vor allem eine Verlängerung der mittleren Zone mit den Urwirbeln erfährt, mit der eine Verkürzung des hinteren Leibesendes und des Primitivstreifens Hand in Hand geht, so dass bei einem Embryo mit 13 Urwirbeln (Fig. 34) nur noch eine schwache Andeutung des Primitivstreifens vorhanden ist. Am Kopfe tritt ebenfalls eine Verlängerung ein, doch macht sich dieselbe weniger bemerklich, weil dieser Teil bald nach der Bauchseite sich zu krümmen beginnt und somit in der Ansicht von oben nicht in seiner vollen Länge zu Tage tritt.

Fig. 34. Embryo des Huhnes vom Ende des 2. Tages von 4,27 mm Länge mit beiden Fruchthöfen, deren Gefäße nicht dargestellt sind, etwas über 15mal vergr. *Ao Area vasculosa; Ap Area pellucida; Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *Ab* Augenblasen; *H* Herz; *Om Vena omphalo-mesenterica; Uw* Urwirbel; *Mr* Medullarrohr; *Stz* Stammzone; *Pz* Parietalzone; *Aw* Achsen- oder Endwulst.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen hebt sich der ganze Embryo schärfer von der *Area pellucida* ab, begrenzt sich deutlicher in seiner Stammzone und Parietalzone und wird nicht nur relativ, sondern selbst absolut schmäler.

Einzelheiten anlangend, so fallen in der Rückenansicht besonders die Veränderungen am Medullarrohre auf. Während wir dasselbe im früheren Stadium (Fig. 25) selbst vorn noch nicht ganz zu und hinten

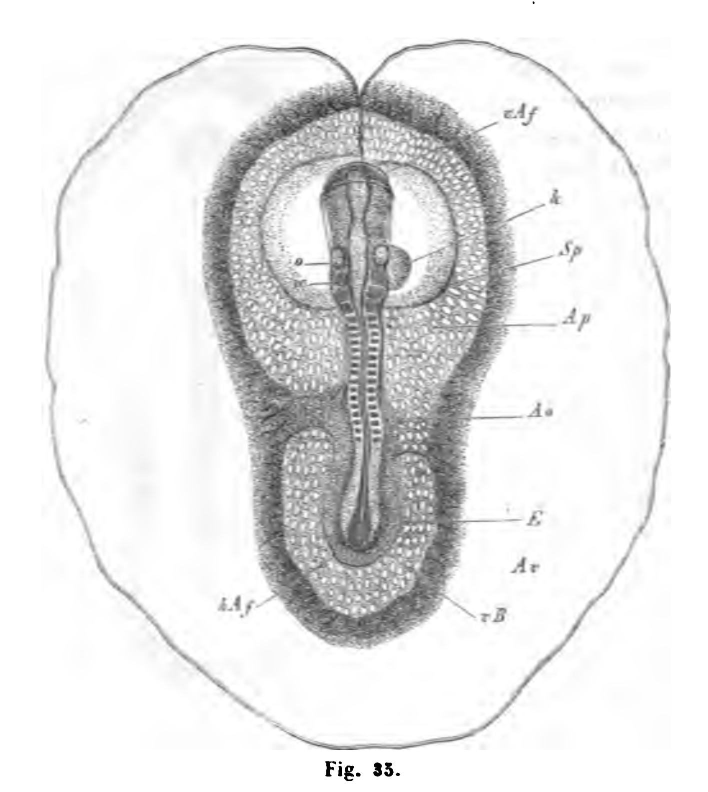


Fig. 35.

Fig. 35. Embryo vom Ende des 2. Tages mit 17 Urwirbeln, der *Area pellucida* und der *Area vasculosa* mit der Randvene, etwa 9mal vergr. Länge des Embryo 5,61 mm, Durchmesser der *Area vasculosa* 9,5 mm. Die Gefäße waren überall gut entwickelt, sind jedoch nur in der *Area pellucida* dargestellt. *vAf* vordere Amnionfalte, den Kopf schon etwas bedeckend (Kopfscheide); *Ap Area pellucida; Sp* Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, die die Halshöhle oder Parietalhöhle (His) ist und das Herz enthält; *Ao Arteriae omphalo-mesentericae; o* Ohrgrübchen; *w* wirbelähnliche Masse dicht hinter demselben; *h* Herz; *hAf* hintere Amnionfalte; *vB* Anlage der vorderen Bauchwand am hinteren Leibesende oder hinterer Umschlagsrand; *E* Endwulst der Achsengebilde, in dem noch das Medullarrohr zum Teil sichtbar ist.

vom 3. Urwirbel an noch offen im Zustande einer immer mehr sich verbreiternden Rinne verließen, so finden wir nun, dass dieses Organ vorn bald ganz verwächst und auch am hinteren Ende langsam sich schließt.

Im Zusammenhange hiermit verliert auch die Stammzone am hinteren Ende ihre lanzettförmige Gestalt und schwindet endlich der Primitivstreifen ganz.

Vorderhirn.

Am vordersten Teile des Medullarrohres oder dem Vorderhirne treten in dieser Zeit als wichtigste Veränderung zwei Auswüchse an der unteren Seite auf (Fig. 34 *Ab*), welche nichts anderes sind als die ersten Anlagen des nervösen Apparates der Augen oder die primitiven Augenblasen.

Primitive Augenblasen.

Am Schlusse dieser Periode erscheinen auch bei Embryonen mit 15—17 Urwirbeln neben dem Hinterhirne die ersten Spuren der Gehörorgane in Gestalt von Einbuchtungen des Hornblattes, die primitiven Gehörgruben (Fig. 35 *o*).

Primitive Gehörgruben.

Urwirbel.

Im mittleren Teile der Embryonalanlagen vermehren sich die Urwirbel langsam, indem die Urwirbelplatten, die jetzt sehr deutlich neben dem Medullarrohre zur Erscheinung kommen (Fig. 34 bei *Stz*), von vorn nach hinten sich gliedern.

Hinter den Urwirbeln zeigt sich in der Mitte das mehr oder weniger geschlossene Medullarrohr, zu beiden Seiten desselben im Bereiche der Stammzone die Urwirbelplatten und nach außen an diesen die immer schärfer sich begrenzende Parietalzone (Fig. 34 *Pz*). Eigentümlich ist bei älteren Embryonen mit nahezu oder ganz geschlossenem Medullarrohre das hinterste Ende der Stammzone, indem hier das Medullarrohr allmählich kolbig sich verdickt und dann mit der Chorda und den Urwirbelplatten in eine solide Masse, den Endwulst oder Achsenwulst verschmilzt (Fig. 34 *aw*, Fig. 35), welcher dann, wie wir oben schon sahen, in den letzten Rest des Primitivstreifens sich fortsetzt.

Endwulst.

Die Bauchseite von Embryonen, wie Fig. 34 und 35 sie darstellen, enthält im Bereiche des Kopfes einen Teil des Darmes, der im engeren Sinne Vorderdarm heißen kann, und zeichnet sich vor allem dadurch aus, dass sie an der ventralen Seite der Darmwand eine große, über den Bereich des Embryo hinausgehende Höhle enthält, die die Halshöhle heißt und das Herz umschließt (Fig. 30), dessen erste Entwickelung im folgenden des näheren zu besprechen ist.

Vorderdarm.

Halshöhle.

Ich beginne mit der Schilderung der Art und Weise, wie der hintere Teil des Kopfes seine seitlichen Wandungen und die vordere (ventrale) Wand erhält, und verweise zu dem Ende vor allem auf Fig. 37. Während ganz vorn am Kopfe die genannten Wandungen einfach durch einen Umschlag aller drei Keimblätter des vordersten Teiles der

Embryonalanlage entstehen (Fig. 36), entwickeln sich dieselben mehr nach hinten, da, wo später das Herz seine Lage hat, ganz in derselben Weise wie am Rumpfe (s. § 10) dadurch, dass die Parietalzone der Kopfanlage von den Seiten nach der Mittellinie der Bauchfläche sich umbiegt. Hierbei spaltet sich, wie Fig. 37 lehrt, das mittlere Keimblatt der Parietalzone oder die Seitenplatten des Kopfes in zwei Blätter, eine Hautplatte *hp* und eine Darmfaserplatte *dfp*, von denen die erstere mit dem Hornblatte (*h*), die letztere mit dem Entoderm (*e'*) sich vereint, und tritt zwischen diesen Blättern jederseits eine Höhlung auf (*pp*), die Leibeshöhle des Kopfes oder die Halshöhle (Parietalhöhle, His), in welcher später das Herz seine Lage hat und die mit der Pleuroperitonealhöhle am Rumpfe zusammenhängt. Das erste Stadium dieser Vorgänge zeigt Fig. 37, in welcher die ventrale Wand des Vorderdarmes, bestehend

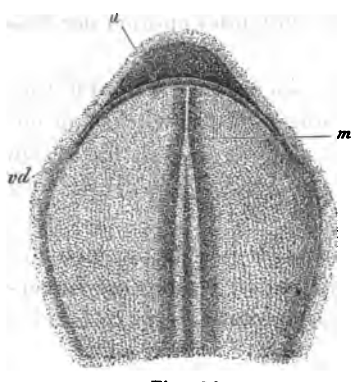


Fig. 36.

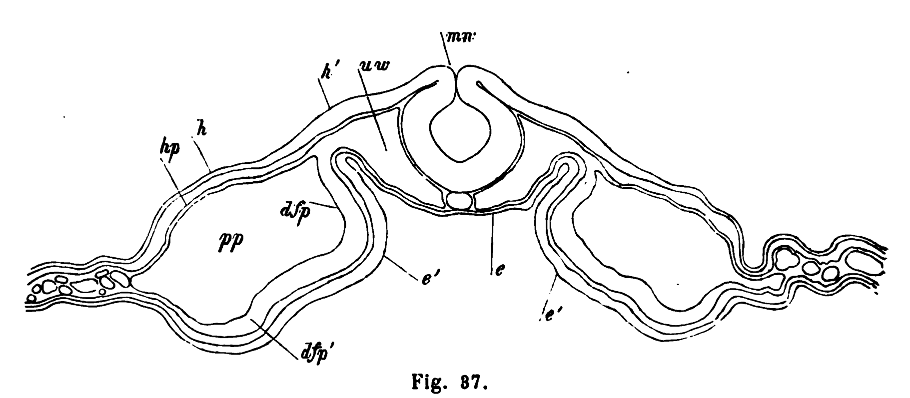


Fig. 37.

Fig. 36. Kopf eines Hühnerembryo mit 2 Urwirbeln von der Bauchseite stärker vergrößert. *u* Umschlagsrand des vorderen Endes des Kopfes; *vd* vordere Darmpforte; *m* Medullarrohr in Bildung begriffen.

Fig. 37. Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes eines Hühnerembryo vom 2. Tage (Osmiumpräparat bez. F. 9), 118mal vergr. *mn* Naht des Medullarrohres; *uw* Urwirbelplatten des Kopfes (Kopfplatten), dazwischen die Chorda; *h'* verdicktes Hornblatt da, wo später die Gehörgruben entstehen; *h* Hornblatt in der Parietalzone des Embryo; *e* Entoderm an der hinteren Schlundwand; *e'* dickeres Entoderm, das später zum Epithel der vorderen Schlundwand wird; *dfp* Darmfaserplatte der in Bildung begriffenen unteren Schlundwand oder Schlundplatte; *dfp'* Darmfaserplatte der späteren Vorderwand der Pleuroperitonealhöhle (Halshöhle).

aus der Darmfaserplatte (*dfp*) und dem Entoderm (*e'*), im Verschluss begriffen ist, während die Leibeswände (*hp*, *h*) einfach abwärts geneigt sind, aber noch keine Neigung zum Verwachsen zeigen und zugleich durch eine große Spaltungslücke *pp* von der ventralen Schlundwand geschieden sind. Während der Darm zum Verschlusse kommt, und nachdem dies geschehen ist, tritt auch schon die erste Spur des Herzens in Gestalt zweier der Länge nach verlaufender Spaltungslücken seitwärts von den Buchstaben *e'* der Fig. 37 auf, die zwischen den Darmfaserplatten des Vorderdarmes und dem Entoderm dieser Gegend oder dem späteren Darmepithel entstehen, in welchen auch gleichzeitig mit ihrem Auftreten eine zarte Zellenauskleidung, das spätere Endothel des Herzens, sichtbar wird. Diese zwei Lücken mit ihren Endothelschläuchen sind anfangs ganz gesondert (ich verweise hier auf die weiter unten bei den

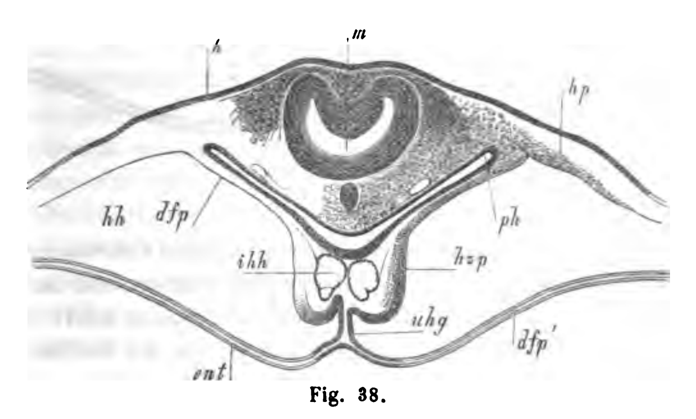


Fig. 38.

Säugetieren gegebenen Abbildungen von der Entwickelung des Kaninchenherzens), in weiterer Entwickelung rücken jedoch die zwei Herzanlagen einander entgegen (Fig. 38) und verschmelzen schließlich miteinander, und zwar gilt dies sowohl von der endothelialen Auskleidung der Herzanlage als von den diese umgebenden Teilen der Darmfaserplatten. So entsteht dann ein Zustand, wie ihn Fig. 38 und 39 darstellen, der leicht auf den früheren zurückgeführt werden kann. Das Herz bildet jetzt einen im Querschnitte annähernd kreisförmigen Schlauch, an dessen äußerer, von der Darmfaserplatte des Vorderdarmes oder Schlundes

Fig. 38. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 36 Stunden. Vergr. 100mal. Buchstaben wie bei Fig. 37, außerdem *m* *Medulla oblongata*; *ph* Pharynx; *hzp* Darmfaserplatte der Herzanlage (äußere Herzhaut, Herzplatte); *uhg* Umbiegungsstelle derselben in *dfp'* die Darmfaserplatte der Halshöhlenwand oder Anlage des unteren Herzgekröses; *ent* Entoderm der Vorderwand der Halshöhle *hh*; *ihh* Endothelschläuche der zwei Herzanlagen (Anlage der späteren inneren Herzhaut).

Herzplatte. Innere Herzhaut. Septum cordis. Unteres Herzgekröse.

(der Schlundplatte, Remak) abstammenden Wand, die die äußere Herzwand oder die Herzplatte (*hzp*) heißen kann, die Bildung aus zwei Hälften noch deutlich erkennbar ist, während das im Innern befindliche Endothelrohr oder die innere Herzhaut (*ihh*) diese Zusammensetzung noch viel bestimmter durch ein in der Mitte befindliches Septum (*s*) anzeigt. An der Ventralseite hängt das Herz durch das sogenannte untere Herzgekröse (*uhg*) mit der Darmfaserplatte der

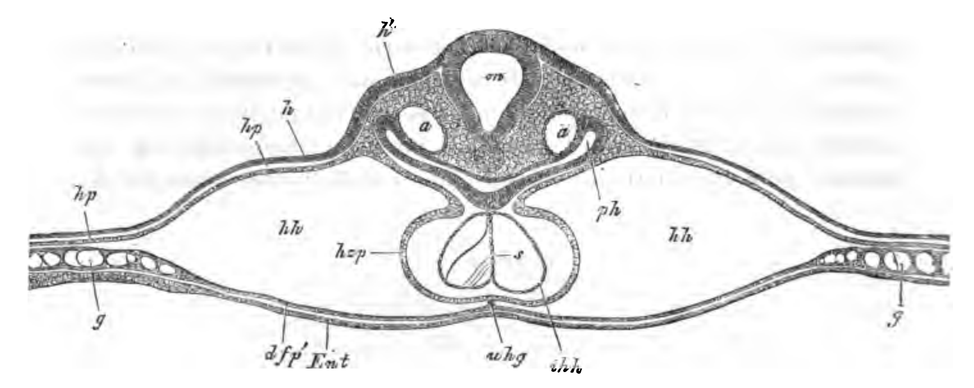


Fig. 39.

Oberes Herzgekröse.

ventralen Wand der Parietalhöhle zusammen, welches Gekröse ursprünglich aus zwei Lamellen besteht, und zugleich erkennt man auch schon den Teil, der später oberes Herzgekröse genannt wird, in seiner ersten Anlage, an den einspringenden Falten, da, wo die Herzplatten und die Schlundplatten sich verbinden. Diese Falten treten später einander bis zur Berührung entgegen und verdrängen das Endothelrohr von seiner Berührung mit dem Darmepithel, wodurch dann auch das Herz eine größere Selbständigkeit gewinnt.

Verfolgt man das Herz, nachdem seine beiden Hälften in eine sich vereinigt haben, nach vorn und nach hinten, so findet man, dass dasselbe an beiden Seiten in zwei Kanäle ausläuft, die dieselben Beziehungen zum Vorderdarme zeigen wie die zwei Herzanlagen. Es sind dies die beiden primitiven Aorten oder Aortenbogen und die *Venae omphalo-mesentericae*, die das Blut zum Herzen leiten und von demselben abführen, sobald einmal der Kreislauf im Gange ist.

Fig. 39. Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tage und 15 Stunden, ungefähr von demselben Alter wie der, dem Fig. 26—29 entnommen wurden. Vergr. 61mal. Buchstaben wie in Fig. 38. Außerdem *h'* verdickter Teil des Hornblattes in der Gegend, wo später die Gehörgruben entstehen; *a Aorta descendens; s* Septum der verschmolzenen Endothelschläuche *ihh* des Herzens; *g* Gefäße der innersten Teile der *Area opaca*.

Von den späteren Zuständen des Herzens erwähne ich, dass bald nach seinem Auftreten das ventrale und dann auch das dorsale Herzgekröse in der ganzen Länge des Herzens schwindet, so dass dieses mit Ausnahme des Venen- und Arterienendes frei in seiner Höhle liegt. Im Zusammenhange mit diesem Vergehen der beiden Herzgekröse wird auch der Hohlraum, der das Herz umgibt, welcher anfänglich doppelt ist, einfach, steht jedoch nach wie vor hinten mit beiden Pleuroperitonealhöhlen in Zusammenhang.

Zum vollen Verständnisse der Entwickelung des Herzens ist es unumgänglich nötig, auch noch Längsschnitte ins Auge zu fassen. In Fig. 40 sieht man, dass die ventrale Wand des Vorderdarmes *vd* — *vd'*, der schon eine bedeutendere Länge besitzt, aus einem dünnen vorderen und einem dicken hinteren Abschnitte besteht. Ersterer ist wesentlich die sogenannte Rachenhaut, die später im Zusammenhange mit der Bildung der Mundöffnung einreißt und vergeht. Der dicke Abschnitt enthält das jetzt schon *S* förmig gebogene Herz in einer Spaltungslücke *ph* der Darmfaserplatte der Bauchwand des Vorderdarmes. An diesem Organe unterscheidet man das Endothelrohr und die von der Darmfaserplatte abstammende Faserwand oder die Herzplatte, welche jedoch in diesem

Rachenhaut.

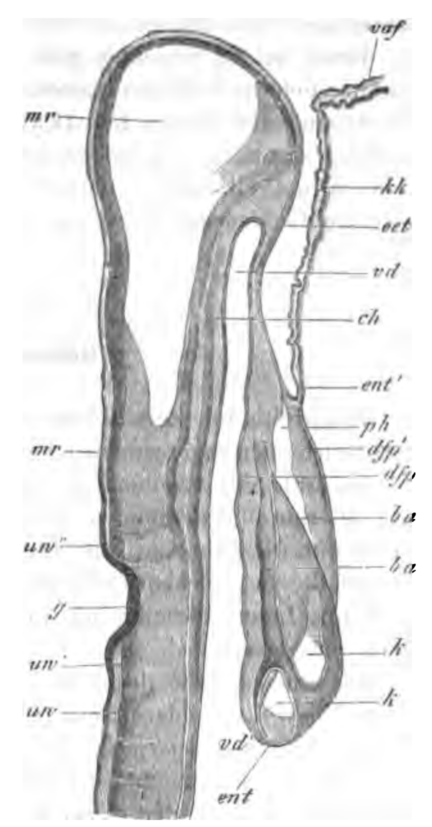


Fig. 40.

Fig. 40. Längsschnitt durch den Kopfteil eines 38 Stunden alten Hühnerembryo neben der Mittellinie und zum Teil in derselben. Vergr. 69mal. *uw* erster Urwirbel; *uw'* urwirbelähnliches Segment hinter der Gehörgrube *g*; *uw''* urwirbelähnlicher Körper vor der Gehörgrube, der von einem Ganglion und zwei Nerven gebildet wird (G. Acustici?); *ch* Chorda; *mr* Medullahrrohr; *vd* vorderes Ende des Vorderdarmes (Schlund); *vd'* vordere Darmpforte, Eingang in den eigentlichen Vorderdarm; *ent* Entoderm des Vorderdarmes, übergehend in *ent'* das Entoderm der Kopfkappe *kk*, an der hier keine Lage des mittleren Keimblattes vorhanden ist; *ect* Ektoderm am

Stadium nur an der vorderen Seite frei ist, gegen den Darm zu dagegen mit der Darmfaserplatte des Vorderdarmes *dfp* verbunden erscheint. Ebenso haftet das Herz am Venenende und vorn, wo die Aorta beginnt, an der Wand des Vorderdarmes. Die Platte, welche die Halshöhle von unten schließt (s. auch Fig. 38 und 39), ist die Herzkappe von REMAK, welche aus zwei Schichten besteht, einmal aus einer Fortsetzung des Darmepithels *ent* und zweitens aus dem beim Verschlusse des Vorderdarmes abgeschnürten Teile der Darmfaserplatte *dfp'*. Von diesen beiden Schichten geht nur das Darmepithel bei *ent'* in eine Falte der tieferen Teile des Blastoderms über, welche den Kopf teilweise bedeckt und den Namen Kopfkappe (*kk*) erhalten hat, und setzt sich überhaupt das mittlere Keimblatt am Kopfe, soweit derselbe abgeschnürt ist, nicht in das Blastoderm fort. Es besteht daher hier auch die Kopfscheide des Amnion *vaf* nur aus dem Ektoderm.

Herzkappe.

§ 9.

Gefässe, Blut.

Gleichzeitig mit dem Herzen entwickeln sich auch die ersten Gefäße, welche den sogenannten Kreislauf im Fruchthofe vermitteln.

Am Ende des zweiten Tages trifft man Herz und Gefäße alle angelegt, das rote Blut gebildet und den Kreislauf in regelmäßigem Gange, so dass nun die Keimhaut ganz entschieden in Gefäßhof und Dotterhof zerfällt, zu welchem ersteren auch die *Area pellucida* gezählt werden kann, indem dieselbe mit Ausnahme ihres vordersten Teiles auch Gefäße entwickelt.

Erste Gefässe im Fruchthofe.

Die ersten Gefäße liegen in einfacher Schicht im Gefäßhofe und stellen ein weitmaschiges Netz weiter Röhren dar, das von den zwei *Arteriae omphalo-mesentericae* sein Blut erhält und dasselbe durch zwei *Venae omphalo-mesentericae* dem Herzen wieder zusendet. Die *Arteriae omphalo-mesentericae* sind starke Seitenäste der *Aortae descendentes*, die gegenüber den letzten Urwirbeln aus dem Embryo in den Fruchthof treten (Fig. 35 *ao*) und schließlich in eine Randvene, *Vena s. Sinus terminalis*, münden, die, den ganzen Gefäßhof umkreisend, dem Kopfende des Embryo gegenüber jederseits demselben sich zubiegt und

Kopfe in *vAf* die vordere Amnionfalte übergehend, die nur aus dem Hornblatte besteht; *ph* Parietalhöhle (Halshöhle), die das Herz enthält; *ba* vordere und hintere Begrenzung des *Bulbus aortae; k* Herzkammer, zweimal angeschnitten; *dfp* Darmfaserplatte des Vorderdarmes; *dfp'* Darmfaserplatte der vorderen (unteren) Wand der Parietalhöhle.

entweder nur mit einem Stamme, der *Vena vitellina anterior*, in die linke *Vena omphalo-mesenterica* übergeht oder mit zwei getrennten Stämmen in die beiden Venen dieses Namens sich ergießt. Die Verästelungen der *Arteriae omphalo-mesentericae* sind so, dass dieselben mehr die mittlere und hintere Region des Gefäßhofes einnehmen und hier zum Teil in ein weitmaschiges Netzwerk sich auflösen, zum Teil mit starken Ästen in die Randvene übergehen. Diese bezieht, abgesehen von diesen Ästen, hinten und seitlich überall eine Menge Wurzeln aus dem allgemeinen Gefäßnetze des Blastoderms, und außerdem sind die Randvene und die *Vena vitellina anterior* vorn auch unmittelbar durch zahlreiche weite Anastomosen verbunden, so dass der vordere Teil des Gefäßhofes eigentlich nur Venen zeigt.

Durchaus gefäßlos ist um diese Zeit einzig und allein eine kleine Stelle des Gefäßhofes unmittelbar unter dem vordersten Kopfende und vor demselben zwischen den beiden *Venae vitellinae anteriores*, welche Stelle der Kopfscheide des Amnion anliegt.

Im Embryo entsendet das nunmehr *S*-förmig gebogene Herz aus seinem vorderen Ende zwei Aortenbogen, welche, um das vordere Ende des Darmes sich herumbiegend, in zwei *Aortae descendentes* übergehen, die zwischen Urwirbel, Seitenplatten und Entoderm verlaufen (Fig. 29) und im hinteren Ende des Embryo sich verlieren, während sie seitlich die schon besprochenen Äste in den Fruchthof abgeben. Später tritt hinter den genannten Aortenbogen noch ein zweites und dann ein drittes Paar auf, welche letzteren, vom Anfange oder dem sogenannten *Bulbus* der Aorta aus an den Seitenwänden des Vorderdarmes dahinziehend, in die *Aortae descendentes* sich einsenken. Feinere Gefäße finden sich zur Zeit der ersten Ausbildung der Gefäße im Embryo keine, doch treten dieselben schon sehr früh am Ende des zweiten und am Anfange des dritten Tages auf.

Erste Blutbewegung.

Die Blutbewegung in diesem ersten Systeme von Gefäßen, welches Gefäßsystem des Fruchthofes heißt, geht, da das Herz ein einfacher Kanal ist, der hinten die Venen aufnimmt und vorn die Arterien entsendet, natürlich in der allereinfachsten Weise vor sich und zeigt nur insofern Abänderungen, als das Herz, dessen Bewegungen um die 36. Stunde beginnen (Preyer), anfangs langsamer (40—60mal) und später schneller (100—140mal) pulsiert. Die wichtigste physiologische Thatsache ist die, dass das Herz schon zu einer Zeit pulsiert, in welcher dasselbe noch keine Spur von Muskelfasern zeigt, sondern in seinen beiden Lagen noch ganz und gar aus einfachen Zellen besteht, eins der schlagendsten und auch seit langem verwerteten Beispiele einer Kontraktilität von Zellen.

Schon am dritten Tage bilden sich die oben beschriebenen Gefäße weiter um, und zeichnen sich solche Gefäßhöfe dadurch aus, dass in ihnen da, wo die *Art. omphalo-mesentericae* sich verästeln, an vielen Stellen die Gefäße in zwei Schichten übereinander liegen in der Art, dass die Arterien die tiefere, die Venen die oberflächlichere Lage einnehmen. Die Venen bestehen in dieser Zeit 1) aus einer *Vena terminalis*, die wie früher den Gefäßhof abschließt, 2) aus einer oder zwei vorderen Dottervenen, *Venae vitellinae anteriores*, die, wo nur eine Vene da ist, in die linke *Vena omphalo-mesenterica* und sonst in beide diese Venen einmünden, 3) aus einer hinteren linken Dottervene, *V. vitellina posterior*, die hinten aus dem *Sinus terminalis* entspringt und über der linken *Arteria omphalo-mesenterica* nach vorn verlaufend in die linke *Vena omphalo-mesenterica* übergeht, und 4) aus zwei *Venae vitellinae laterales*, die die Stämme der großen Arterien begleiten. Links fließt diese Vene mit der *V. vitellina posterior* zusammen, während dieselbe rechts mit der *V. vit. anterior* oder, wenn diese fehlt, für sich allein den Stamm der *V. omphalo-mesenterica dextra* erzeugt.

Bildungsstätte der ersten Gefäße.

In betreff der Lage und des Teiles des Blastoderms, in welchem die ersten Gefäße sich entwickeln, so ergibt sich, dass die erste Keimstätte der Gefäße einzig und allein die *Area vasculosa* und die angrenzenden Gegenden der seitlichen und hinteren Teile der *Area pellucida* sind. Die Schicht des Keimes ferner, in welcher die Blutkanäle sich bilden, ist kein besonderes Gefäßblatt, keine besondere Lage des Keimes, sondern einfach das Mesoderm, und zwar ist es überall die tiefere Lage desselben, welche diese Rolle übernimmt, oder die Schicht, welche im Bereiche des Embryo und der *Area pellucida* die Darmfaserplatte heißt. Die gefäßbildende Lage ist jedoch am Rande der *Area vasculosa* so dick, dass man sagen kann, dass hier das ganze Mesoderm bei diesen Vorgängen beteiligt sei, während weiter einwärts gegen den Embryo zu die betreffende Schicht immer dünner wird und endlich als Darmfaserplatte ganz von der oberen Lage sich sondert.

Bildungsstätte des Blutes.

Was endlich die erste Blutbildung betrifft, so fällt diese fast ausschließlich auf die *Area vasculosa* und kommt außerdem nur noch in beschränktem Maße in den hinteren Teilen der *Area pellucida* vor.

Bau der ersten Gefäße.

Die Bildung der Gefäße und des Blutes leitet sich schon im letzten Viertel des ersten Brüttages ein, doch werden erst am zweiten Tage die Gefäße deutlich als Röhren und das Blut mit roter Farbe sichtbar. Die eben entstandenen Gefäße bilden ein dichtes Netz mit engen Maschen (Fig. 41), an welchem kein Unterschied von Stämmen und Ästen sichtbar ist, und erstrecken sich in einfacher Schicht von der Randvene aus über die Grenze der *Area vasculosa* und den gefäßhaltigen Teil

der *Area pellucida* bis zu den Anlagen der *Venae* und *Arteriae omphalomesentericae*. Ausgezeichnet ist dieses Netz durch das Vorkommen von rot gefärbten Stellen in der ganzen *Area vasculosa* und im hinteren Teile der *Area pellucida*, welche sogenannten Blutinseln oder Blutpunkte teils in rundlicher, teils in länglicher Form, teils auch gegen den Rand der *Area vasculosa* zu wie in ästigen, ja selbst netzförmig verbundenen Strängen auftreten. Zu einer gewissen Zeit erscheint selbst die Anlage der Randvene als ein einziger rot gefärbter Strang, von dessen Innenrande die erwähnten Netze abgehen. Alle diese gefärbten Stellen bestehen aus mehr oder weniger gefärbten Anhäufungen rundlicher Zellen, welche teils einseitig an der Wand schon wegsamer Gefäße ansitzen, teils in der Verlängerung von wegsamen Gefäßen liegen und wie die unmittelbaren Fortsetzungen solcher bilden. Die eben wegsam gewordenen Gefäße selbst sind dünne weite Röhren, deren Wand aus einer einzigen Lage polygonaler Zellen besteht, die gegen das Gefäßlumen zu mehr oder weniger bauchig vortreten.

Blutinseln oder Blutpunkte.

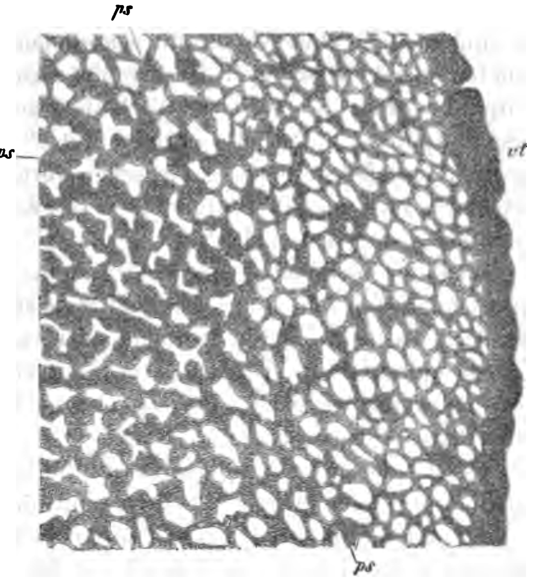


Fig. 41.

Da diese Wand unmittelbar in die endotheliale Auskleidung des Herzens übergeht und später zur Innenhaut der Gefäße des Dottersacks wird, so bezeichnen wir die Gefäße des Fruchthofes auch einfach als Endothelröhren.

Wie entstehen nun diese Endothelröhren und wie das Blut?

Entstehung der Gefäße und des Blutes.

Was erstens die Endothelröhren des Gefäßhofes anlangt, so legen sich dieselben als solide Zellenstränge an. Als zweites Stadium

Fig. 41. Gefäßanlagen aus der *Area vasculosa* eines 40 Stunden alten Blastoderms des Hühnchens, 26mal vergr. *vt* *Vena terminalis*; *ps* Blutpunkte.

treten Hohlgebilde auf, die an ihrer Wand reichliche Zellenmassen enthalten, welche letzteren nach und nach eine immer entschiedener gelbe und dann rote Farbe annehmen und nichts anderes als die oben erwähnten Blutinseln oder Blutpunkte sind. Solche eben wegsam werdende Gefäße sind äußerst unregelmäßig gebildet (Fig. 41), mit schmalen und weiten, ohne Gesetz abwechselnden Stellen und mit Knotenpunkten oder Verdickungen der mannigfachsten Form, welche eben die Blutpunkte sind. Im weiteren Verlaufe werden dann die Zellen, die diese Blutpunkte bilden, alle zu roten Blutzellen, lockern sich und treten alle in die Gefäßröhren ein, die schon vorher ein helles Plasma enthalten, bis am Ende alle Blutpunkte verschwunden und alle Gefäße mit rotem Blute versehen sind.

In dieser Weise findet in der gesamten *Area vasculosa* die Bildung von Gefäßen und von Blut statt, und erweist sich somit dieser Teil des Mesoderms als ein sehr bedeutungsvoller, um so mehr, als sonst in keinem andern Teile des Blastoderms, mit einziger Ausnahme der hintersten Gegend der *Area pellucida*, und auch im Embryo selbst nicht Blutzellen gebildet werden.

Es ist jedoch nicht nur die erste Blutbildung, sondern auch die erste Gefäßbildung auf die *Area vasculosa* und einen kleinen Teil der *Area pellucida* beschränkt, indem sonst nirgends und vor allem auch in der Embryonalanlage nicht selbständige Gefäße auftreten. Vielmehr sind die hier erscheinenden Gefäße alle nichts anderes als Sprossen der primitiven Gefäße, die von der *Area vasculosa* aus nach und nach gegen den Embryo hin und schließlich in diesen hinein sich bilden.

Hohlwerden der primitiven Gefäßanlagen.

Anmerkung. Beleuchten wir die eben berührten Vorgänge noch etwas näher, so lässt sich in betreff des Hohlwerdens der primitiven Gefäßanlagen thatsächlich nichts weiter vorbringen, und bleibt somit für jede Hypothese freier Spielraum. Immerhin kann man an andere Hohlraum- und Spaltbildungen erinnern, vor allem an diejenigen, welche bei der Entwickelung von Drüsen (Graafsche Follikel, Drüsen der Haut u. s. w.) und von serösen Höhlungen (Bauchhöhle, Höhlen im Gehörlabyrinth) stattfinden, und erscheint die Annahme gerechtfertigt, dass hier wie dort eine Flüssigkeitsausscheidung oder -ansammlung zwischen kompakten Zellenmassen die Ursache der Kanalisierung sei. Diese Flüssigkeitsbildung nun geht so vor sich, dass die Zellenstränge, die wir als Gefäßanlagen kennen gelernt haben, nicht alle in der Mitte, sondern zum Teil mehr exzentrisch ihre Höhlungen erhalten, und so bleiben dann an gewissen Stellen größere Zellenanhäufungen stehen, die wie Verdickungen der Wand erscheinen, Bildungen, die nichts anderes als die Bildungsherde des Blutes sind.

Es sind somit die sogenannten Blutinseln oder Blutpunkte integrierende Teile der Gefäße, und denkt man sich dieselben am besten als verschiedengestaltige, meist rundliche, länglichrunde oder strangförmige Verdickungen der Gefäßwand.

Bei der Umwandlung der Zellen der Blutpunkte in rote Blutzellen färben

sich zuerst die mittleren Zellen derselben, dann auch diejenigen, die gegen das Lumen des Gefäßes zugewendet sind, und hier beginnt dann auch die Lösung der Zellen und ihre allmähliche Beimengung zum Blutstrome; bis am Ende alle Zellen mit Ausnahme der äußersten Schicht sich trennen, welche letzteren als spätere Gefäßwand sich erhalten.

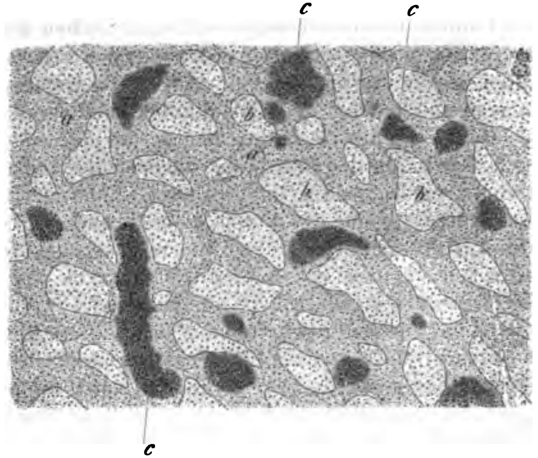


Fig. 42.

Bildung der Blutzellen.

Die Bildung der Blutzellen selbst geht in ungemein einfacher Weise vor sich. Anfangs den übrigen Zellen der Gefäßanlagen ganz gleich, rund, kernhaltig, mit dunklen Körnchen, 9—11 μ groß, werden dieselben erst blässer und dann intensiver gefärbt, wobei sie nach und nach die Körnchen verlieren. Hierbei werden dieselben zugleich länglich rund und zeigen dann auch, wie ich mit Remak bestätigen kann, eine leicht nachzuweisende Vermehrung durch Teilung in der Art, dass erst die Kerne durch Karyokinese sich teilen und dann die Zellen der Quere nach zerfallen.

Das erste Auftreten roter Blutzellen fällt in der Regel in die erste Hälfte des zweiten Brüttages, bald etwas früher, bald etwas später, je nach der Bruttemperatur und andern äußeren Verhältnissen, und verdient alle Beachtung, dass die Blutzellenbildung beginnt, bevor noch die Zirkulation eingeleitet ist, und manchmal selbst vor der Anlage des Herzens in ihren ersten Spuren zu erkennen ist. Im übrigen sind der äußere Teil der *Area vasculosa* und vor allem die Anlage der Randvene und die mit ihr zusammenhängenden Gefäßstränge die Hauptsitze der Blutzellenbildung, und werden weiter einwärts die Blutinseln kleiner und nehmen je länger je mehr die Gestalt von begrenzten rundlichen Herden an, so dass die allerkleinsten in der *Area pellucida* und zwar im vordersten Teile des Abschnittes derselben liegen, die überhaupt Blutherde enthält.

Sekundäre Gefäßanlagen.

Sobald die ersten Gefäßanlagen hohl geworden sind, erscheinen an denselben feine sekundäre Gefäßanlagen, die teils zwischen den primitiven Kanälen sich bilden, teils, wie His zuerst gezeigt hat, als Sprossen der am weitesten gegen den Embryo zu gelegenen Gefäße erscheinen und von hier aus immer weiter medianwärts wachsen, bis sie endlich in den Embryo selbst eindringen, der alle seine primitiven Gefäße, d. h. deren Endothelröhren, in dieser Weise erhält und, abgesehen von der äußeren Herzwand,

Fig. 42. Gefäße der *Area pellucida* von einem Hühnerembryo von 2 Tagen. Vergr. 40mal. *a* Gefäße, *b* Interstitien derselben (Substanzinseln der Autoren aus einfacher Bindesubstanz, d. h. sternförmig anastomosierenden Zellen gebildet), *c* Blutherde.

keinen Teil seines Gefäßsystems selbständig erzeugt. Diese Gefäßsprossen sind solide dünne Stränge von eckigen oder von spindelförmigen Zellen, zum Teil von nicht mehr als 4—8 μ Breite, die zu Netzen sich zusammenordnen und von den primitiven Gefäßen aus hohl werden. Indem die zuerst gebildeten sekundären Gefäße immer neue Sprossen treiben, wachsen dieselben gegen den Embryo heran und treten endlich zwischen dem Entoderm und der Darmfaserplatte in der Gegend des Stammes der *Vena omphalo-mesenterica* in denselben hinein. Von hier aus dringen die Gefäßsprossen in die beiden Herzanlagen und weiter, um die Endothelschläuche dieses Organs und der Aorten zu bilden. An der Gestaltung der *Aortae descendentes* beteiligen sich übrigens auch viele hinter den *Venae omphalo-mesentericae* unter rechten Winkeln in den Embryo eindringende Gefäßsprossen (Entw. 2. Aufl. S. 171), welche selbständige Entstehung der Aorten neulich auch J. Türstig (Unt. ü. d. Entw. d. primit. Aorten, Dorpat 1884) in noch ausgedehnterem Maße als ich vertritt. — Später als diese sekundären Gefäßanlagen wuchern auch in der Hautplatte Gefäßsprossen in den Embryo hinein, welche vor allem zu Venen sich gestalten.

Nicht alle Autoren betrachten das mittlere Keimblatt als die Bildungsstätte der ersten Gefäße und des Blutes, sondern schreiben dem Keimwulste des Entoderms einen größeren oder geringeren Anteil an der Entstehung der genannten Teile und namentlich des Blutes zu. In dieser Beziehung ist es von der größten Wichtigkeit, dass nach Strahl bei den Eidechsen, die auch einen Keimwulst am Entoderm besitzen, die ersten Gefäße und das Blut in der *Area pellucida* weit weg von der *Area opaca* entstehen (Arch. v. His 1884, Taf. III Fig. 4, 5).

§ 10.

Ausbildung der Leibesform von dem Eintreten der Krümmungen an, Amnion, allgemeine Kappe, Allantois.

Während der Kopf, in dessen Bereich auch das Herz gehört, nach den in § 6 gegebenen Schilderungen früh sich anlegt, tritt eine entsprechende Ausbildung des Rumpfes viel später ein, und ist hier selbst am zweiten Tage von einer vorderen Leibeswand und von seitlichen Wandungen kaum mehr als die erste Andeutung zu sehen. Erst am 3. Brüttage entsteht am hinteren Ende der Embryonalanlage in ähnlicher Weise wie vorn durch einen Umschlagsrand eine kleine Höhle, die Beckendarmhöhle mit dem hinteren Darmeingange, und beginnen die Ränder der Seitenplatten auch in der Mitte des Rumpfes sich nach unten zu biegen, um dann nach und nach auch die Bauchwand der mittleren Teile zu erzeugen. Die hierbei vorkommenden, etwas schwieriger aufzufassenden Einzelverhältnisse erläutert man am besten an Durchschnitten.

Beckendarmhöhle. Hinterer Darmeingang.

Fig. 55 auf S. 81 zeigt den Querschnitt der Mitte des Rumpfes eines Embryo von 36 Stunden, bei dem, obschon von einer Krümmung der Seitenplatten noch nichts zu sehen ist, doch schon ein Vorgang sich eingeleitet hat, der mit der Bildung der Peritonealhöhle zusammenhängt,

nämlich die Spaltung der Seitenplatten in eine mit dem Hornblatte *h* verbunden bleibende Hautplatte *hpl* und eine mit dem Darmdrüsenblatte *d* sich vereinigende Darmfaserplatte *df*. Beide diese Platten gehen nach außen verschmelzend in das mittlere Keimblatt des Fruchthofes über, nach innen dagegen hängen sie bogenförmig unter sich zusammen, welcher Verbindungsteil die Mittelplatte (*mp*) heißt, und grenzen hier an die Urwirbel (*uw*) und an die zwischen beiden Teilen gelegenen Urnierengänge (*ung*) und absteigenden Aorten (*ao*). Die zwischen den genannten Blättern befindlichen Lücken erstrecken sich kanalartig durch die Parietalzone des Embryo. Hinten finden sie sich noch deutlich zu beiden Seiten der hintersten Leibesachse und gehen bogenförmig von einer Seite auf die andere über, während sie nach vorn in die anfangs doppelte und später einfache Spaltungslücke auslaufen, in der das Herz seine Lage hat. Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 43, einen Querschnitt durch den mittleren Rumpfteil eines Embryo vom Anfange des 3. Tages darstellend. Hier haben sich die Hautplatten *hp* mit dem ihnen anliegenden Hornblatte *h* schon stark bo-

Spaltung der Seitenplatten. Hautplatte. Darmfaserplatte. Mittelplatte.

Fig. 48.

Fig. 48. Querschnitt durch ein hinteres Urwirbelpaar eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages. Vergr. 135mal. *mr* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uw* Urwirbel; *ung* Urnierengang; *ch* Chorda; *hp* Hautplatte; *mp* Mittelplatte; *df* Darmfaserplatte; *p* Bauchhöhle; *ao* Aorta; *dd* Darmdrüsenblatt.

genförmig gekrümmt und zugleich ist der Spaltungsprozess im mittleren Keimblatte über den Bereich des Embryo hinaus eine Strecke weit in den Fruchthof oder den peripherischen Teil der Keimhaut vorgeschritten und hat sich die Fortsetzung der Hautplatten samt dem Hornblatte etwas erhoben, welche Erhebung die erste Spur der Amnionfalte ist, welche in Fig. 44 schon viel weiter gediehen bei *af* sichtbar ist. Nach innen gehen in Fig. 43 die Hautplatten bogenförmig durch die Mittelplatten (*mp*) in die Darmfaserplatten *df* über, doch zieht an der Umbiegungsstelle eine Fortsetzung beider und vor allem der Darmfaserplatte, die Aorten teilweise umgebend, näher an die Mittellinie heran, eine Lage, die als erste Andeutung des Gekröses erscheint. Die Bauchseite des Embryo ist noch wenig vertieft, doch bemerkt man eine vom Entoderm (*dd*) ausgekleidete Furche in der Mittellinie, die Darmrinne.

Darmrinne.

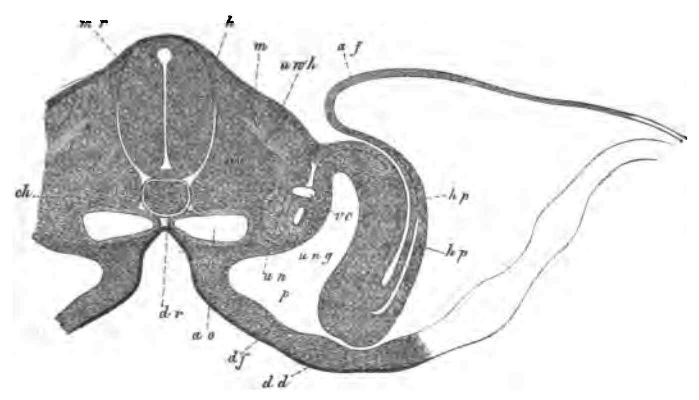


Fig. 44.

Im weiteren Verlaufe biegen sich nun, wie Fig. 44 zeigt, die Hautplatten *hp* stark nach unten und gegen die Mittellinie zu, während zugleich die Amnionfalte *af* gegen den Rücken sich erhebt. Das Darmfaserblatt ist mächtiger und namentlich an der Umbiegungsstelle in die Hautplatte unterhalb der einander näher gerückten Aorten verdickt, welcher Teil nun schon eher den Namen Gekrösplatten oder Mittelplatten (Remak) verdient. Es ist jedoch das Entoderm *dd* in der Mitte der tiefer gewordenen Darmrinne (*dr*) noch immer nicht von einer Fortsetzung der Darmfaserplatten bekleidet, sondern grenzt nach wie vor an die Chorda *ch*, nur dass es jetzt durch die vortretenden Aorten etwas mehr von derselben getrennt ist als früher.

Fig. 44. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfange des 3. Tages, 90 bis 100mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 43. Außerdem: *un* Urniere; *m* Muskelplatte; *uwh* Urwirbelhöhle; *vc Vena cardinalis; dr* Darmrinne; *af* Amnionfalte.

Fig. 45 endlich stellt ein Stadium dar, in welchem der Verschluss der Bauchhöhle und des Darmes fast zur Vollendung gediehen ist. Die Bauchhöhle ist durch eine dünne Haut, die **primitive Bauchwand** *bh*, die aus der Hautplatte und dem Hornblatte besteht und in das Amnion *am* sich fortsetzt, fast ganz geschlossen, und innerhalb derselben liegt der stark rinnenförmige Darmkanal, der mit seinen beiden Häuten, der Darmfaserplatte *df* und dem Darmdrüsenblatte *d*, in die entsprechenden Häute des Blastoderms übergeht, welche nun schon den Dotter fast ganz umwachsen haben und die Anlage des **Dottersackes** darstellen. Befestigt wird der Darm durch ein deutliches **Gekröse**, das von einer vor der Chorda und der Anlage der Wirbelsäule gelegenen Schicht des mittleren Keimblattes ausgeht, welche die nicht dargestellten Wolffschen Körper, die jetzt unpaare Aorta (*sa*) und die Kardinalvenen (*vc*) einschließt und nichts anderes ist als die nach innen gewucherte und zu einer unpaaren Masse verschmolzene ursprüngliche Umbiegungsstelle der Hautplatten in die Darmfaserplatten oder die Mittelplatten, aus welcher Wucherung auch das Gekröse selbst hervorgeht.

Primitive Bauchwand.

Gekröse.

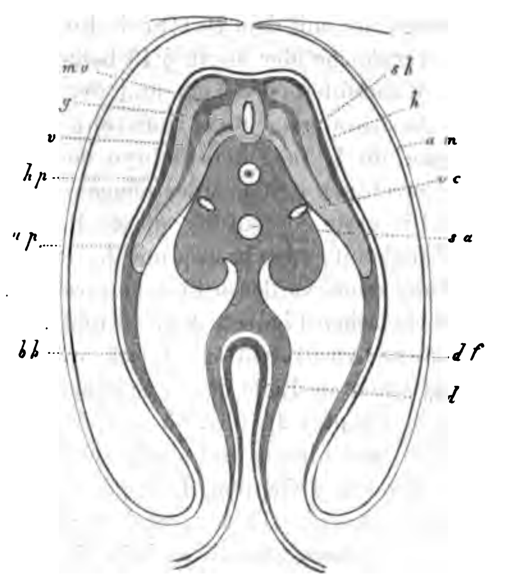


Fig. 45.

Schließlich verwachsen die primitiven Bauchwandungen von allen Seiten her (von vorn und hinten her) gegen die Mitte des Bauches vorschreitend miteinander, mit Ausnahme einer noch länger offen bleibenden

Fig. 45. Querschnitt durch den Rumpf eines 5tägigen Embryo in der Nabelgegend. Nach Remak. *sh* Scheide der Chorda; *h* Hornblatt; *am* Amnion, fast geschlossen; *sa* sekundäre Aorta; *vc* *Venae cardinales;* *mu* Muskelplatte; *g* Spinalganglion; *v* vordere Nervenwurzel; *hp* Hautplatte; *up* Fortsetzung der Urwirbel in die Bauchwand (Urwirbelplatte, Remak, Visceralplatte, Reichert); *bh* primitive Bauchwand, aus der Hautplatte und dem Hornblatte bestehend; *df* Darmfaserplatte; *d* Darmdrüsenblatt, beide hier, wo der Darm im Verschlusse begriffen ist, verdickt. Die Masse um die Chorda ist der in Bildung begriffene Wirbelkörper, die vor den Gefäßen enthält in den seitlichen Wülsten die Urnieren und setzt sich in der Mitte ins Gekröse fort.

Hautnabel. Stelle, welche nichts anderes ist als der sogenannte Hautnabel oder Leibesnabel, an welchem nach wie vor die primitive Leibeswand in die zwei Lagen des Amnion sich fortsetzt. In ähnlicher Weise schließt sich gleichzeitig mit dem Leibe auch der Darm durch die sogenannte Darmnaht unter Erhaltung einer dem Hautnabel entsprechenden offenen Stelle, Darmnabel. des sogenannten Darmnabels, an dem die Darmwände durch einen Dottergang. engen Gang, den Dottergang, *Ductus vitello-intestinalis s. omphalo-* Dottersack. *mesentericus*, mit dem Dottersacke, *Saccus vitellinus*, sich verbinden. Man vergleiche hier die in § 15 beigegebene farbige Tafel.

Während so der Leib und der Darm sich schließen, entsteht auch Amnion, Schafhäutchen. das Amnion oder Schafhäutchen, eine zarte, durchsichtige Blase, welche am 4. Tage den Embryo des Hühnchens dicht umgibt und von den jeweiligen Rändern des Bauchnabels ausgeht (Fig. 46).

Die erste Andeutung dieses Häutchens tritt beim Hühnerembryo sehr früh auf, gleichzeitig mit der ersten Erhebung des Kopfes und der Bildung eines vorderen Umschlagsrandes, und ist nichts anderes als die in mehrfachen Figuren (Fig. 13 und 15) dargesteltte Außenfalte oder vordere Amnionfalte. Rasch wächst nun diese Falte weiter und Kopfscheide. deckt schon am Ende des 2. Brüttages als Kopfscheide den vordersten Teil des Kopfes zu (Fig. 35 *af*). Viel langsamer bilden sich dann auch seitlich und hinten und somit schließlich in dem ganzen den Embryo umgebenden Teile der *Area pellucida* solche Falten, seitliche und hintere Amnionfalten, und noch länger dauert es, bis diese Falten so sich erheben, dass sie auch in diesen Gegenden den Leib des Embryo Seitenscheiden. einzuscheiden beginnen, worauf sie dann den Namen Seitenscheiden Schwanzscheide. und Schwanzscheide annehmen. Von der letzteren zeigen Fig. 35 *haf* und 49 *af* die erste Spur, und die ersteren stellen die vorhin gegebenen Fig. 44 und 45 dar. Diese Amnionfalten entstehen dadurch, dass rings um den Embryo herum, mit Ausnahme der Kopfgegend, die Fortsetzung des mittleren Keimblattes oder die Seitenplatten in ähnlicher Weise in zwei Blätter sich spalten, wie dies im Bereiche des Embryo selbst geschieht. Indem diese Amnionspalten sich vergrößern, erheben sich die von der Rückseite her dieselben begrenzenden Hautplatten samt dem Hornblatte zur Bildung der Amnionscheiden, während die Darmfaserplatte mit dem Entoderm an dieser Erhebung zwar auch Anteil nimmt, aber nie zu einer vollständigen Umhüllung des Embryo gelangt, wie dies sofort des näheren dargelegt werden soll.

Der Verschluss des Amnion geschieht beim Hühnchen in einer eigentümlichen Weise. Nachdem die Kopfscheide in einer gewissen Länge als Umschlagsrand sich gebildet hat, treten die Seitenscheiden gegen die Mitte vor (Fig. 45) und verwachsen in einer linienförmigen Naht, der

Amnionnaht, die man, auch nachdem sie gebildet ist, noch leicht erkennt, weil in ihr die Substanzlage dicker ist und oft selbst eine Art Wulst darstellt. Diese Amnionnaht verwächst von vorn nach hinten, bis sie am hintersten Ende des Embryo mit der nie ein gewisses geringes Maß überschreitenden Schwanzscheide zusammenstößt. Als letzte Spur des noch nicht ganz geschlossenen Amnion findet sich dann hier eine

Amnionnaht.

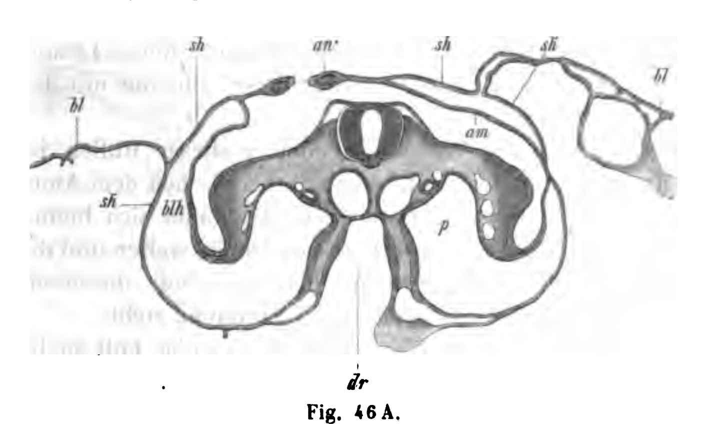


Fig. 46 A.

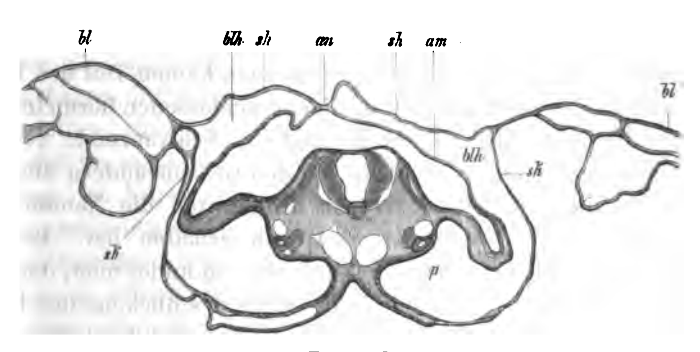


Fig. 46 B.

kleine birnförmige, länglichrunde und zuletzt rundliche Lücke dicht über dem Schwanzende des Embryo.

Vor dem Kopfende des Embryo, woselbst in der *Area pellucida* eine

Fig. 46. Zwei Querschnitte durch den Rumpf eines Hühnchens von 3 Tagen 6 Stunden zur Darstellung der Bildung des Amnion, der serösen Hülle und der allgemeinen Kappe. Geringe Vergrößerung. *A* Amnion noch offen, *B* Amnion zu. *am* Amnion; *aw* Wulst an der Umbiegung desselben in *sh*, die seröse Hülle; *an* Amnionnaht; *sk* Seitenkappe, bestehend aus der Darmfaserplatte und dem Entoderm; *bl* Blastoderm, aus allen drei Keimblättern bestehend; *p* Bauchhöhle mit *blh*, der Höhle des Blastoderms, in zu weit offen dargestellter Verbindung; *dr* Darmrinne.

Fortsetzung des mittleren Keimblattes des Embryo fehlt, besteht die Amnionscheide ursprünglich nur aus dem Hornblatte (s. Fig. 40), doch wäre es möglich, dass hier später auch eine Mesodermlage aufträte, wie dies auch bei der Kopfkappe der Fall zu sein scheint (s. St. 107).

Die vorhin geschilderte Amnionnaht erhält sich nicht lange, sondern löst sich später in der Art, dass der äußere Teil der Amnionscheiden sich abtrennt und eine zusammenhängende Haut darstellt, die v. Baer die seröse Hülle genannt hat. Von dem Momente dieser Lösung an ist auch das Amnion eine ganz selbständige Blase, die nur mit dem Nabel des Embryo zusammenhängt.

Seröse Hülle.

In Fig. 46 sind die Verhältnisse beider dieser Hüllen im Querschnitte dargestellt und erkennt man, dass zwischen dem Amnion *am*, der serösen Hülle *s* und dem Dottersacke ein Raum sich befindet *blh*, den wir als Höhle des Blastoderms bezeichnen wollen und der jederseits, wenn die Teile in ihrer natürlichen Lage sind, durch eine enge Spalte mit der Pleuroperitonealhöhle in Verbindung steht.

Höhle des Blastoderms.

In dieselbe Zeit wie die Entstehung des Amnion fällt auch die Bildung der sogenannten allgemeinen Kappe (v. Baer) oder des falschen Amnion von Wolff, deren Verhältnisse schon v. Baer treffend geschildert hat. Löst man ein Blastoderm von der zweiten Hälfte des 3. Brüttages oder vom 4. Tage mit dem Embryo ab und betrachtet man dasselbe von der Bauchseite, so sieht man keinen Teil des Embryo mehr mit Ausnahme der mehr oder weniger geschlossenen Darmrinne, und erscheinen der Kopf, die Seitenteile und das Schwanzende von einer gefäßhaltigen Haut bedeckt, welche von den Gesamträndern der Darmrinne ausgeht und in ihren einzelnen Abschnitten die Namen Kopfkappe, Schwanzkappe, Seitenkappen erhalten hat. Besichtigt man einen solchen Embryo von der Rückseite, so findet man, dass diese allgemeine gefäßhaltige Kappe bis in die Höhe des Rückens des Embryo sich erhebt, jedoch die Mitte des Rückens breit frei lässt, in welcher Gegend unter dem Mikroskope leicht oberflächlich die seröse Hülle und tiefer das Amnion mit der Amnionnaht und einer bald größeren, bald kleineren, noch nicht geschlossenen Lücke dieser Haut erkannt wird. Untersucht man ferner die Gefäße dieser allgemeinen Kappe, so ergibt sich, dass dieselben nichts anderes sind als die Stämme der Arterien und Venen des Gefäßhofes samt der Verästelung derselben, die am 2. Tage rings um den Embryo in einer Ebene mit demselben sich befanden, woraus hervorgeht, dass die genannte Kappe nichts anderes ist als ein Teil der tieferen Lage des Blastoderms des Fruchthofes, bestehend aus der Darmfaserplatte und dem Entoderm, welche jetzt faltenartig den Embryo umgibt. Noch besser erkennt man diese Verhältnisse aus

Allgemeine Kappe v. Baer. (Falsches Amnion.)

Querschnitten und Längsschnitten, und zeigen solche (Fig. 46, 47), dass der Embryo schon vor der Schließung des Amnion wie in eine Grube des Blastoderms eingesunken ist.

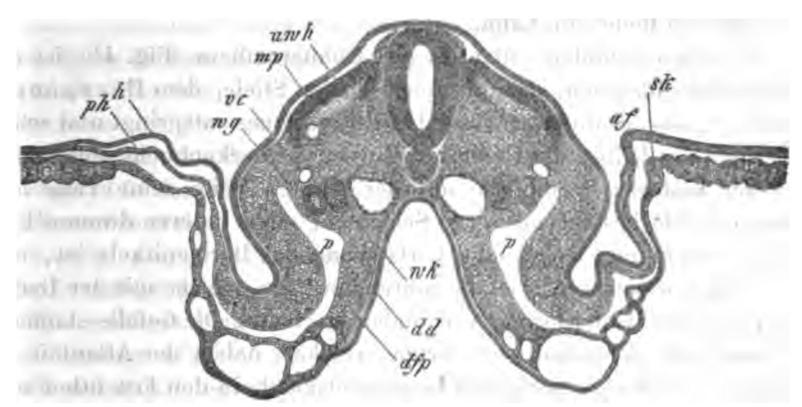


Fig. 47.

Die Bildung der eben geschilderten allgemeinen Kappe hängt mit der Gestaltung des Amnion zusammen und beginnt gleichzeitig mit der Entstehung dieser Haut. Verfolgt man die Verhältnisse näher, so erhält man den Eindruck, als ob die Amnionfalten bei ihrer Entstehung die tieferen Lagen des Blastoderms mitzögen (Fig. 47). Später werden die Amnionfalten, zugleich mit der Entstehung und Vergrößerung der Amnionspalte im mittleren Keimblatte, selbständig und wuchern dann für sich über den Rücken des Embryo hin, während die Kappen zurückbleiben und eine gewisse Grenze nicht überschreiten (Fig. 46). Hat sich dann endlich das Amnion ganz geschlossen und von der serösen Hülle getrennt, so bildet sich auch nach und nach die Kappe zurück, ihre Falten schwinden, und liegt am 5. Tage der Embryo nur von der serösen Hülle und dem Amnion bedeckt auf dem Blastoderm oder dem sich entwickelnden Dottersacke.

Allantois.

Ein sehr wichtiges Organ ist die fast gleichzeitig mit dem Amnion auftretende Allantois oder der Harnsack, welche das Sekret der Urnieren oder der Wolffschen Körper aufnimmt und somit ihren Namen mit Recht trägt. Später wird jedoch diese Blase beim Hühner-

Fig. 47. Querschnitt durch den mittleren Teil eines Hühnerembryo vom 3. Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal. *af* Amnionfalte; *sk* Seitenkappe; *mp* Muskelplatte; *vc* *Vena cardinalis*; *wg* Wolffscher Gang; *wk* Wolffsche Drüse; *p* Peritonealhöhle; *h* Hornblatt; *ph* Hautplatte; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte; *uwh* Rest der Urwirbelhöhle.

embryo wesentlich als Respirationsorgan verwendet, während sie beim Säugetierembryo vor allem zur Herstellung einer Verbindung zwischen Mutter und Frucht dient und ganz besondere Schicksale erleidet, weshalb auch hier nicht mehr als nötig von den Verhältnissen der Allantois der Vögel die Rede sein kann.

Urachus.

Die eben gebildete Allantois des Hühnerembryo (Fig. 49) ist ein birnförmiges Bläschen, das mit einem hohlen Stiele, dem Harngange, *Urachus*, aus der unteren Wand des Hinterdarmes entspringt und selbst außerhalb des Leibes des Embryo dicht vor der Beckenbucht und unterhalb der hinteren Darmpforte auf der rechten Seite seine Lage hat. Dieses Gebilde besteht aus zwei Schichten, einer inneren dünnen Epithelialauskleidung, welche die Fortsetzung des Darmepithels ist, und einer äußeren dickeren, Gefäße führenden Lage, welche mit der Darmfaserplatte des Hinterdarmes verbunden erscheint. Die Gefäße stammen von dem Teile der primitiven Aorten, welcher, neben der Allantois um den Rand der Beckenbucht sich herumschlagend, in den Fruchthof ausstrahlt, und heißen, wenn sie größer geworden sind, die Nabelarterien, *Art. umbilicales.* Die Venen gehen zu den Venen der seitlichen Bauchwände und stellen später die zwei Nabelvenen, *Venae umbilicales*, dar.

Arteriae umbilicales. *Venae umbilicales.*

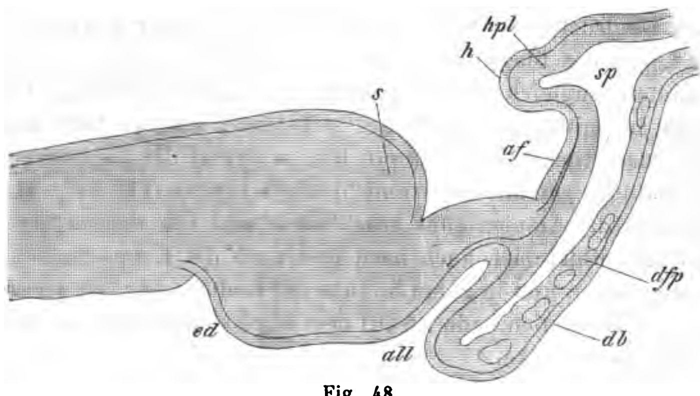


Fig. 48.

Erste Bildung der Allantois.

Die erste Entwickelung der Allantois ist an Längsschnitten leicht zu verstehen. Fig. 48 zeigt einen Längsschnitt durch das hinterste Ende

Fig. 48. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo vom 3. Tage, 60mal vergr. *ed* Enddarmanlage; *s* Schwanzende des Embryo; *all* Allantoisanlage; *af* Amnionfalte, *h* Hornblatt derselben, *hpl* Hautplatte derselben; *db* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte, welche beide in die tieferen Lagen des Blastoderms hinter dem Embryo übergehen, die später zum Dottersacke sich umwandeln; *sp* Spalte im Mesoderm des Blastoderms.

eines Embryo von der zweiten Hälfte des zweiten Tages. *s* ist der schon früher beschriebene Endwulst, in welchem Chorda und Medullarrohr, miteinander verschmelzend, in eine zusammenhängende Masse übergehen, an der auch das Ektoderm undeutlich ist und die somit auf dem Standpunkte der früheren Achsenplatte sich befindet. An der Bauchfläche dieses Endwulstes oder der Anlage des Schwanzendes liegt vorn eine kleine Vertiefung *ed*, die erste Andeutung des Enddarmes, und hinten eine größere enge Bucht (*all*) von 0,28 mm Tiefe, die nichts anderes als die erste Spur der Allantois ist. Hinter dem Endwulste geht der Embryo in das Blastoderm der *Area pellucida* über, an welchem das Mesoderm wie weiter vorn in eine Hautplatte (*hpl*) und eine Darmfaserplatte (*dfp*) gespalten ist, die durch eine Spalte *sp* voneinander gesondert erscheinen.

Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 49, aus der sich ergibt, dass die Allantoisanlage allmählich nach vorn geschoben wird, indem einerseits der sie von hinten begrenzende Wulst oder Umbiegungsrand der tieferen Lagen des Blastoderms, der nichts als ein Teil der späteren vorderen Darmwand ist, sich nach vorn umbiegt, anderseits der Endwulst oben und nach hinten in einem Fortsatz auswächst, in dem man leicht die Anlage des Schwanzfortsatzes erkennt.

Hat die Allantois die in Fig. 49 dargestellte Entwickelung erreicht, so sind ihre Beziehungen zum Enddarme hinreichend klar, und bemerke ich nur, dass die Wand der Blase nun zu dem **Allantoishöcker** (Gasser) verdickt ist. Die sich entwickelnde Allantois ist dem Gesagten zufolge in allen Stadien **hohl**, ja es ist eigentlich die Höhlung, mit andern Worten ein vom Entoderm ausgekleideter kleiner Blindsack, das erste,

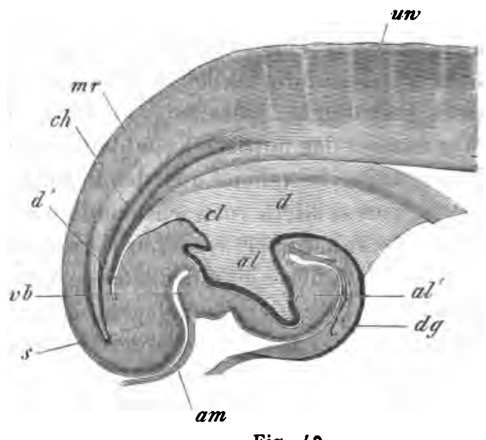


Fig. 49.

Fig. 49. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Embryo von 2 Tagen und 16 Stunden. Vergr. 33mal. *d* hintere Darmpforte; *d'* Ende des Hinterdarmes; *al* Höhle der Allantois; *al'* Allantoishöcker; *dg* Wand des späteren Dotterganges, d. h. Übergang der Darmwand in die tieferen Lagen des Blastoderms, die später den Dottersack liefern; *am* Ursprung des Amnion am hinteren Ende der Allantoisanlage. In der Tiefe der Spalte zwischen Amnion und dem Schwanzende *s* bildet sich später der After; *cl* Kloakenhöcker; *ch* Chorda; *mr* Medullarrohr; *uw* Urwirbel.

was man von dem Organe wahrnimmt. Zu diesem Blindsacke kommt dann in zweiter Linie eine vom mittleren Keimblatte abstammende äußere Lage, die Faserhaut der Allantois, welche jedoch erst später so von den benachbarten Teilen sich abgrenzt, dass die Allantois auch von außen als ein besonderes Organ erscheint. Diese äußere Hülle stammt in ihrer vorderen (oberen) Wand, die zuerst als hintere Begrenzung erscheint, von der Übergangsstelle zwischen der Hautplatte und der Darmfaserplatte am hinteren Ende des Embryo oder einem Teile des mittleren Keimblattes, den man auch hier Mittelplatte nennen könnte. Die hintere (untere) Wand dagegen, die anfangs die vordere Begrenzung der Allantoisanlage bildet, ist eine mittelbare Fortsetzung der Wand des Hinterdarmes. Die Höhle, in die die Allantois sich hineinentwickelt, ist eine Spaltungslücke im mittleren Keimblatte, Fortsetzung der Lücke, die bei der Bildung des Amnion rings um den Embryo auftritt, und gestaltet sich auch hier die obere Wand der Lücke (*am*) zum Amnion und zur serösen Hülle, die untere (*dg*) zur Wand des Dottersackes. (Siehe die farbige Tafel in § 15.)

Eine besondere Beachtung verdient nun übrigens noch die Art und Weise, wie der Enddarm und die Beckenhöhle ihre vorderen Wandungen erlangen, indem hier ganz andere Vorgänge Platz greifen als am vorderen Leibesende. Dort bilden einfach alle drei Keimblätter miteinander einen Umschlagsrand, und legen sich somit die vordere Darmwand und die vordere Leibeswand gleichzeitig an. Anders am hinteren Leibesende, woselbst vor der Bildung der betreffenden vorderen Wandungen das mittlere Keimblatt in zwei Lagen sich spaltet und die tiefere Lage, bestehend aus der Darmfaserplatte und dem Darmdrüsenblatte, zuerst allein vorwächst und eine vordere Darmwand bildet. Der hinterste Teil dieser vorderen Darmwand ist die Allantoisanlage, und erst nachdem diese eine bedeutende Entwickelung erlangt hat, erkennt man, dass die hinter ihr gelegene Zone, von der die Amnionfalte ausgeht, nach und nach zur vorderen Beckenwand sich gestaltet (Fig. 50, 51), während zugleich die Allantois von ihrer Verbindung mit der Amnionfalte sich trennt.

Bevor dies geschehen ist, scheint die Allantois einen Teil der vorderen Beckenwand zu bilden und hängt auch in der That mit derselben zusammen, wie Fig. 51 und 52 dies zeigen.

Betrachtet man die Allantois von der Fläche, so erscheint dieselbe in früheren Stadien so, wie Fig. 52 dies zeigt, und hebe ich den bisherigen Angaben gegenüber hervor, dass dieselbe schon sehr früh eine schiefe Stellung mehr nach rechts darbietet, auch anfänglich mehr kegelförmig ist, wie dies schon v. Baer hervorhebt.

Ist die Allantois weiter entwickelt, so erscheint sie kugelförmig und zieht sich bald in einen deutlichen Stiel, den Urachus, Harngang, aus. Zugleich legt sie sich entschieden auf die rechte Seite des Embryo und wird bald zu einer großen gefäßreichen Blase, die ihre Lage zwischen Amnion, Dottersack und seröser Hülle hat und deren weitere Schicksale hier nicht geschildert werden können. Der Stiel der Allantois zeigt vom 8. Tage an eine anfangs zweihörnige, später einfach spindelförmige Erweiterung, Andeutung einer Harnblase, die nach der 3. Woche nach dem Auskriechen, wie der Stiel überhaupt, spurlos schwindet (J. BUDGE).

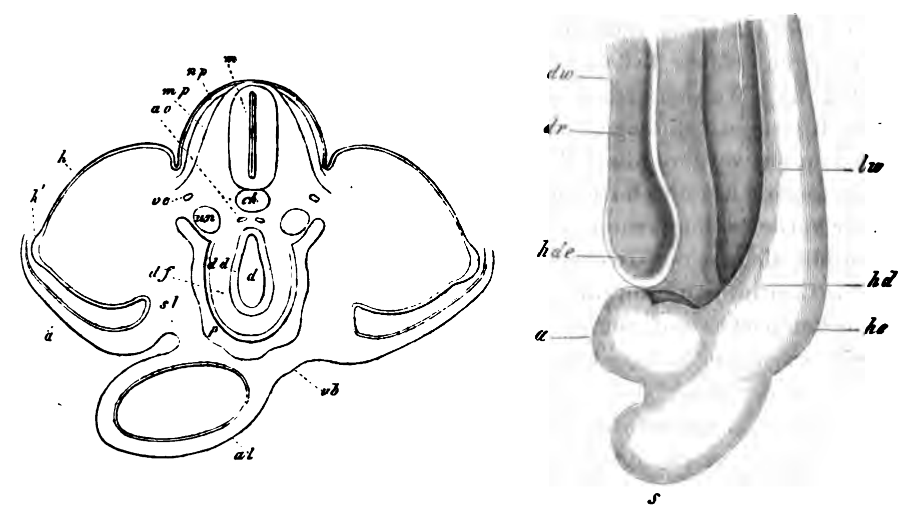


Fig. 50. Fig. 51.

Fig. 50. Querschnitt durch die Beckengegend und Allantois eines Hühnerembryo mit eben hervorsprossenden hinteren Extremitäten (vom 5. Tage), etwa 30mal vergr. *ch* Chorda; *m* Medullarrohr; *ao* hintere Aorten (Schwanzteil), die in die *Art. umbilicales* sich fortsetzen; *vc Venae cardinales*; *un* Urnieren; *mp* Muskelplatte, etwas in die Extremitätenanlage sich hineinerstreckend; *np* Hautplatte des Rückens; *h* Hornblatt; *h'* stark verdickte Stelle desselben an der Spitze des Extremitätenstummels; *a* Amnion (nicht ausgezeichnet) mit seinen beiden Lagen, dem Hornblatte und der Hautplatte; *d* Höhle des Hinterdarmes; *dd* Darmdrüsenblatt oder Epithel; *df* Darmfaserplatte, an der außen schon die Serosa deutlich ist, den Darm nicht ganz umgebend; *p* Peritonealhöhle; *sl* seitliche Leibeswand in *vb*, die vordere Bauchwand, übergehend; *al* Allantois, mit der Bauchwand noch verbunden und von einer dünneren Fortsetzung des Darmdrüsenblattes ausgekleidet.

Fig. 51. Hinteres Ende eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Tages mit abgelöstem Amnion und getrennter Verbindung des Darmes mit dem Blastoderm. Vergr. 20mal. *a* Allantois; *s* Schwanzende; *dr* Darmrinne; *dw* Darmwand; *hde* hinterer Darmeingang; *hd* Hinterdarm; *lw* seitliche Leibeswand; *he* Anlage der hinteren Extremität.

§ 11.

Krümmungen des Leibes, Mund, After, Kiemenbogen und -spalten, höhere Sinnesorgane, Extremitäten.

Gleichzeitig mit der Ausbildung von Amnion und Allantois entwickelt der Leib des Hühnerembryo eigentümliche Krümmungen, die als Drehungen um die Querachse und solche um die Längsachse bezeichnet werden können. Die Drehungen um die Querachse geschehen so, dass der Leib nach der Bauchseite sich zusammenkrümmt und schließlich so stark sich biegt, dass Kopf und Schwanz sich nahezu berühren. Diese Krümmungen beginnen am Kopfe schon am 2. Tage (Fig. 35), werden jedoch erst am Anfange des 3. Tages stärker, und stellt sich jetzt die sogenannte vordere Kopfkrümmung ein (Fig. 52), indem der vordere Kopfteil unter rechtem Winkel sich umbiegt, so dass die Gegend des Mittelhirns den erhabensten Teil des Kopfes bildet. Zu dieser vorderen Kopfkrümmung mit dem sogenannten Scheitelhöcker (*s*) gesellt sich in der zweiten Hälfte des 3. und am 4. Tage eine hintere Kopfkrümmung an der Grenze des verlängerten Markes und des Rückenmarkes mit dem Nackenhöcker (Fig. 53). In ähnlicher Weise tritt schon am 3. Tage hinten eine Schwanzkrümmung (Fig. 49, 51) auf, zu der dann auch noch eine Krümmung in der Rückengegend sich gesellt. Von den Drehungen um die Längsachse erwähnen wir vom Hühnchen eine sehr auffallende Drehung am 3. Tage in der Art, dass, während der Rumpf mit seiner Bauchfläche gegen den Dotter schaut, der Kopf so sich dreht, dass er seine linke Seite bauchwärts kehrt (Fig. 52).

Drehungen um die Querachse.

Vordere Kopfkrümmung.

Scheitelhöcker.

Hintere Kopfkrümmung.

Nackenhöcker.

Schwanzkrümmung.

Drehungen um die Längsachse.

Beiderlei Drehungen, sowohl die um die Längsachse als die um die Querachse, sind am ausgeprägtesten am 4. und 5. Tage. Von da an streckt sich der Embryo immer mehr gerade und dreht sich auf, so dass vom 6. Tage an die Leibesachse wieder fast gerade verläuft und die Bauchwand immer mehr an Länge gewinnt.

Während die beschriebenen Veränderungen in der Stellung des Leibes vor sich gehen, entwickelt sich nicht nur der Kopf immer mehr, sondern es bildet sich allmählich auch der Hals aus, wobei sehr bemerkenswerte Phänomene sich ergeben. Es treten nämlich in der seitlichen Halswand am 3. Brüttage Spalten auf, welche von außen gegen den Schlund und von innen gegen die äußere Oberfläche dringen. Bei den niederen Wirbeltieren brechen diese Spalten durch, setzen den Schlund mit der äußeren Oberfläche des Halses in Verbindung und heißen Kiemen-, Visceral- oder Schlundspalten (*Fissurae branchiales*). Bis vor kurzem glaubte man, dass solche durchdringende Spalten auch den Vö-

Kiemenspalten.

geln und Säugern zukommen, nun zeigt sich aber, dass dem nicht so ist, dass vielmehr bei diesen Tieren alle Spalten durch zarte, an den dünnsten Stellen nur aus dem Ektoderm und dem Entoderm des Schlundes gebildete Häutchen geschlossen sind. Hier gibt es daher eigentlich nur äußere und innere Schlund- oder Kiemenfurchen oder -taschen, doch kann der Name Kiemenspalten auch bei den höheren Wirbeltieren immer noch gebraucht werden, da die genannten Bildungen den Wert von solchen haben. Solcher Spalten oder Furchen treten erst jederseits nur drei auf, welche von vorn nach hinten gezählt werden (Fig. 54). Am Ende des 3. Tages gesellt sich zu denselben noch eine vierte Spalte.

Kiemenfurchen.

Anmerkung. His hat vor kurzem das Vorkommen durchgehender Kiemenspalten bei Vögeln und Säugern in Zweifel gezogen (sein Arch. 1881 S. 319), ohne mit voller Bestimmtheit sich zu äußern, und später schloß Born sich ihm an (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22 S. 275). Ich habe an Schnittreihen von 5 Hühnerembryonen des 3., 4. und 5. Tages quer auf die Kiemenspalten und an gleichen Serien von drei Kaninchenembryonen des 10. Tages diese Frage geprüft und die Überzeugung gewonnen, dass His recht hat. Täuschungen sind leicht möglich, einmal, weil die zarten *Membranae obturatoriae* der Kiemenfurchen, vor allen die der 2. Furche, leicht reißen, und zweitens, weil die 1. und 2. äußere Furche an ihrem ventralen Ende sehr tief eindringen und so offene Spalten vortäuschen. In pathologischen Fällen kann vielleicht auch ein wirklicher Durchbruch entstehen, doch ist wohl noch

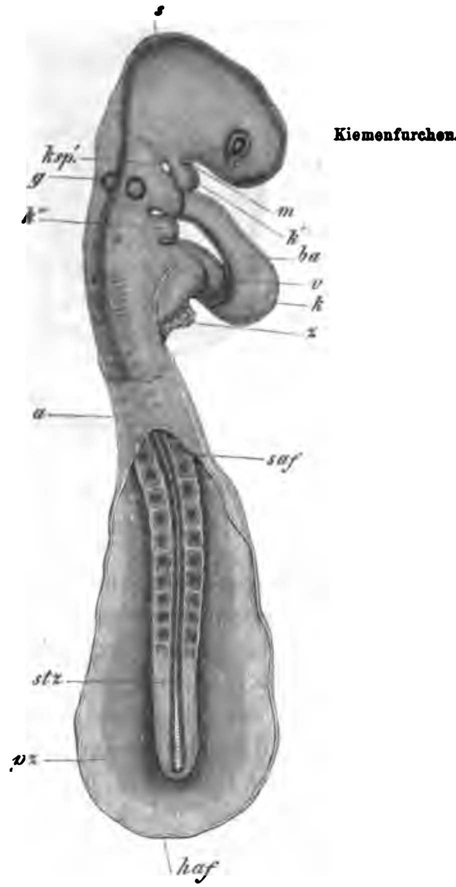


Fig. 52.

Fig. 52. Hühnerembryo von 7,41 mm Länge von 2 Tagen und 8 Stunden von der Rückseite. Vergr. $14^1/_2$mal. Das Amnion ist an dem ganzen vorderen Teile abgelöst und außerdem das Herz bloßgelegt. *a* ein Rest des geschlossenen Teiles des Amnion; *saf* Seitenfalten des Amnion; *haf* hintere Amnionfalte, beide hier noch eine große Lücke begrenzend; *pz* Parietalzone des Embryo; *stz* Stammzone; *v* Vorhof; *k* Kammer; *ba Bulbus Aortae; z* Zotten am Venenende des Herzens (Remak S. 64 Taf. IV, Fig. 36, 37 *z*); *m* Mundbucht; *ksp'* erste Kiemenfurche, hinter welcher noch zwei solche sichtbar sind; *k'* erster, *k'''* dritter Kiemenbogen; *g* Gehörgrube, über dem zweiten Kiemenbogen gelegen; *s* Scheitelhöcker.

zu untersuchen, ob bei der *Fistula colli cogenita* die Fistelgänge nicht in der Regel blind enden.

Kiemenbogen.

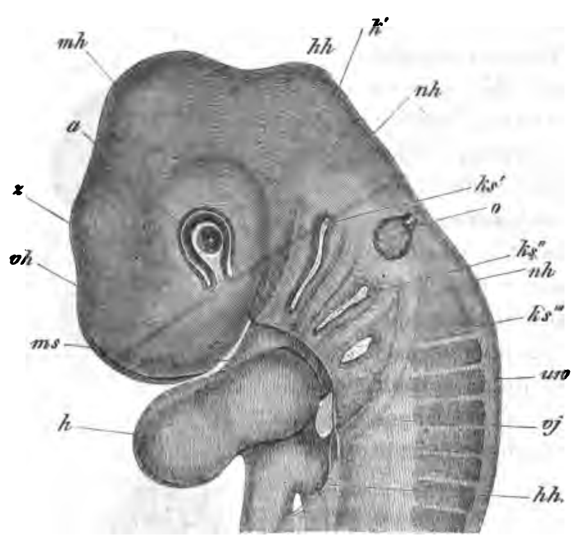


Fig. 53.

Mit der Bildung dieser Furchen am Halse nun geht das Auftreten der sogenannten »Kiemenbogen« oder »Visceralbogen« (*Arcus branchiales*) Hand in Hand. Es verdickt sich nämlich, von hinten nach vorn vorrückend, die zwischen den Furchen gelegene Masse der Schlundwand und bildet dicke Streifen, die man eben mit dem Namen der Kiemenbogen bezeichnet und deren beim Hühnerembryo vier sich finden. Der erste dieser Kiemenbogen (Fig. 52 *k'*) liegt zwischen der Mundöffnung und der ersten Furche, der zweite zwischen der ersten und zweiten Furche, der dritte zwischen der zweiten und dritten und der vierte zwischen der dritten und vierten Furche. Von diesen Kiemenbogen nun sind beim Hühnchen der erste und zweite anfangs am vorderen Ende kolbig angeschwollen (Fig. 52), so jedoch, dass sie in der Mitte zusammenhängen, später jedoch verschmelzen dieselben so miteinander, dass keine Trennungslinie mehr wahrzunehmen ist. Etwas verschieden hiervon laufen der dritte und vierte Bogen einfach verdünnt und ohne Grenzmarke in die ursprüngliche untere Schlundwand aus. In den inneren Teilen dieser Kiemenbogen laufen die primitiven vier vorderen Aortenbogen, während der 5. hinter der 4. Kiemenspalte seine Lage hat. Der erste Kiemenbogen zeigt ferner einen kleinen Ausläufer, welcher von

Fig. 53. Vorderer Teil eines Hühnerembryo des 3. Tages, 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* 1., 2., 3. Kiemenfurche; *m* Gegend der Mundöffnung; *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* Urwirbel; *vj* *Vena jugularis*; *h* Herz; die das Herz bedeckende vordere Halswand (Herzkappe) ist bis *hh* entfernt, so dass die *Vena cardinalis* und *omphalo-mesenterica* sichtbar sind.

hinten und oben den Mund umgibt und der Oberkieferfortsatz des ersten Bogens heißt.

Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens.

Der Zusammenhang der soeben besprochenen Bildungen mit der weiteren Ausbildung des Halses findet sich in späteren Paragraphen geschildert, doch kann schon jetzt folgendes erwähnt werden. Im Laufe der Entwickelung verschwinden bei den Säugetieren und Vögeln alle Kiemenfurchen bis auf die erste, welche sich zum äußeren Gehörgange, der *Cavitas tympani* und der Ohrtrompete gestaltet. Ebenso vergehen auch die Kiemenbogen zum Teil als besonders unterscheidbare Bildungen, zum Teil werden dieselben knorpelig und verwandeln sich, indem sie teilweise verknöchern, in gewisse länger oder ganz sich erhaltende Teile, vor allem in den Meckelschen Knorpel am Unterkiefer, den Hammer und Amboß, das Zungenbein und den Griffelfortsatz bei den Säugetieren, bei den Vögeln in die *Cartilago Meckelii*, das *Articulare maxillae inferioris*, das *Quadratum* und das Zungenbein.

Während am Kopfe die erwähnten Krümmungen sich ausbilden, erleiden auch die Anlagen der zwei bereits vorhandenen höheren Sinnesorgane wichtige Veränderungen, die später im Zusammenhange werden geschildert werden, und tritt auch das Geruchsorgan auf.

Mundöffnung.

Hier ist nun auch der Ort, von der Mund- und Afteröffnung zu reden. Die Mundöffnung entsteht beim Hühnchen am 4. Tage. Als erste Spur der Mundhöhle zeigt sich schon am 2. Tage die Mundbucht in Form einer Einbuchtung an der unteren Seite des Kopfes unter und hinter der Vorderhirngegend (Fig. 31). Nach und nach gestaltet sich diese Vertiefung am 2. Tage zu einer von fünf Wülsten begrenzten Grube, indem dieselbe hinten von den zwei Hälften des ersten Kiemenbogens, seitlich von den Oberkieferfortsätzen dieses Bogens und vorn von dem vordersten Ende des Schädels, dem später so genannten Stirnfortsatze, begrenzt wird. Im Grunde dieser Bucht kommen das Ektoderm und das Entoderm des Schlundes, nachdem dieselben anfangs durch eine dünne Lage Mesoderm getrennt waren, nach und nach unmittelbar zur Berührung, wie schon Fig. 31 und 40 dies zeigen, und bilden die Rachenhaut von Remak, welche Scheidewand dann am 4. Tage durch eine senkrechte Spalte einreißt, wodurch eine erste Verbindung des Vorderdarmes mit der Außenfläche des Kopfes hergestellt wird. Die Reste der Rachenhaut, die anfangs wie primitive Gaumensegel darstellen, verkümmern jedoch bald, und schon am 5. Tage stehen Mund und Rachen in weiter Verbindung. Die primitive Mundhöhle entsteht somit durch eine Einbuchtung von außen und stellt eigentlich nichts als den Raum dar, der vom ersten Kiemenbogen und dem vordersten Teile der Schädelbasis begrenzt wird. Später zerfällt dieselbe durch die Bildung

Rachenhaut.

Primitive Gaumensegel.

des Gaumens, der von den Oberkieferfortsätzen des ersten Kiemenbogens aus entsteht, in einen unteren Abschnitt, die eigentliche Mundhöhle, und in einen oberen Teil, der nichts anderes ist als der respiratorische Abschnitt der Nasenhöhle.

Anusöffnung.

Die Entwickelung der **Anusöffnung** beim Hühnchen ist bis jetzt nur durch BORNHAUPT und GASSER (HIS und BRAUNES Arch. 1880) genauer untersucht worden. In der Gegend dieser Öffnung hängen Entoderm und Ektoderm zusammen, nachdem das früher auch hier vorhandene mittlere Keimblatt geschwunden ist. Die Bildung der Afteröffnung selbst steht beim Hühnchen mit der Entstehung der *Bursa Fabricii*, eines in die Kloake einmündenden Blindsackes, in Verbindung und kann hier nicht im einzelnen besprochen werden. Ich bemerke daher, auf GASSER und BORNHAUPT verweisend, nur so viel, dass der Durchbruch des Darmes erst nach dem 15. Tage sich macht und dass so viel feststeht, dass der äußere Teil der Kloake samt der *Bursa Fabricii* von außen her, also unter Beteiligung des Ektoderms sich entwickelt und vom 6.—7. bis zum 15. Tage als selbständige, vom Darme getrennte Einstülpung besteht. Diese wichtigen Beobachtungen stellen die Bildung der Mundhöhle und des letzten Endes des Darmes in Parallele, in welcher Beziehung später noch einiges vorgebracht werden wird.

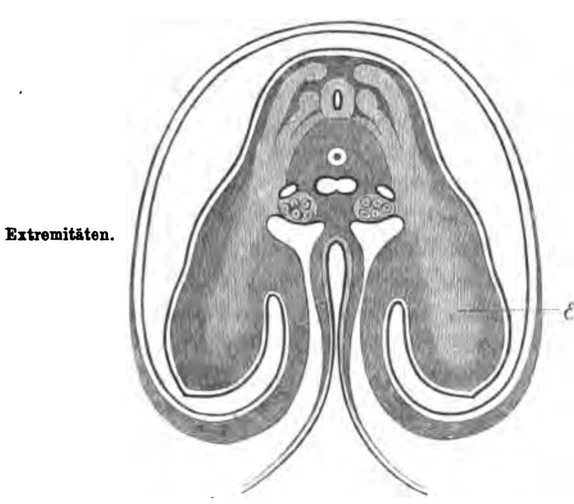


Fig. 54.

Extremitäten.

Ich gebe schließlich noch einige Darstellungen über die erste Bildung der **Extremitäten**. Die erste Andeutung derselben zeigt sich in einer leistenförmigen Verdickung der Hautplatten an ihrem obersten Teile, da, wo sie an den Rücken angrenzen (Fig.

Fig. 54. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage in der Gegend der vorderen Extremitäten, etwa 20mal verg. Nach REMAK. Zu beiden Seiten des Rückenmarkes sieht man die Muskelplatte, die hintere Nervenwurzel mit dem Ganglion und die vordere Wurzel, alle drei in die Extremität sich fortsetzend und in der helleren Achse derselben *E* sich verlierend. Unter der Chorda zeigen sich die verschmolzenen Aorten, zu beiden Seiten die Kardinalvenen, unter diesen die Urnieren. Der Darm ist fast geschlossen, das Amnion ganz gebildet und mit beiden Lagen der nach innen von den Extremitätenanlagen befindlichen seitlichen Bauchwand, der Hautplatte und dem Hornblatte, verbunden.

51 *he*). Nach und nach wird diese Leiste dicker und mehr hervorragend, und nimmt dann später ihre Basis oder ihr Ausgangspunkt fast die ganze Breite der Hautplatte ein, wie Fig. 54 dies von der oberen und Fig. 50 von der unteren Extremität des Hühnchens zeigen. Stärker hervorwachsend erscheint die Extremität in Form eines kurzen Ruders oder einer Schaufel, an welchem dann seichte Furchen erst zwei und dann drei Abschnitte hervortreten lassen, die Anlagen von Oberarm, Vorderarm und Hand und den entsprechenden Teilen der unteren Extremität. Die weitere Ausbildung der Extremitäten des Hühnchens in der äußeren Form zu schildern, liegt nicht in meinem Plane und verweise ich in dieser Beziehung auf Erdl.

§ 12.

Innere Ausbildung des Hühnerembryo.

Innere Ausbildung des Hühnerembryo.

Wir haben den Hühnerembryo so weit verfolgt, dass im allgemeinen zu erkennen ist, wie aus der platten Embryonalanlage mit ihren drei Blättern ein Leib von dem Typus eines Wirbeltieres sich entwickelt, nun fehlt aber noch jede Darstellung der inneren Veränderungen, durch welche die späteren Organe und Systeme sich bilden, die aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen, unter denen das Knochensystem und das Muskelsystem die Hauptrolle spielen. Betrachten wir den in Fig. 55 dargestellten Embryo und fragen wir uns, ob wir imstande sind, zu

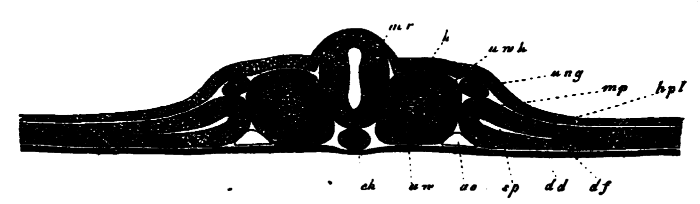


Fig. 55.

erraten, wie aus dieser im Innern so einfachen Anlage die mannigfachen späteren Teile sich entfalten, so werden wir sicherlich davon abstehen müssen, eine Antwort zu geben. In der Gegend der Leibesachse befindet sich über dem Rückenmark, an der Stelle der Haut, der Muskeln und Knochen und der Hüllen des Organes selbst, nichts als der mit dem Namen Hornblatt (der späteren Epidermis) bezeichnete Teil des Ekto-

Fig. 55. Querschnitt durch einen Hühnerembryo vom zweiten Tage, 90—100mal vergr. *dd* Darmdrüsenblatt; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *uwh* Urwirbelhöhle; *ao* primitive Aorta; *ung* Urnierengang; *sp* Spalte in den Seitenplatten (erste Andeutung der Pleuroperitonealhöhle), die durch dieselbe in die Hautplatten *hpl* und Darmfaserplatten *df* zerfallen, die durch die Mittelplatten *mp* untereinander zusammenhängen; *mr* Medullarrohr (Rückenmark); *h* Hornblatt, stellenweise verdickt.

derms, und an der Ventralseite grenzt statt einer Wirbelsäule die *Chorda dorsalis* unmittelbar an das Mark und an das Entoderm oder das spätere Darmepithel. Ebenso auffallend sind die Verhältnisse in den Seitenteilen der Embryonalanlage, wo einerseits ein jeder Urwirbel eine zusammenhängende, weder morphologisch noch histologisch differenzierte Zellenmasse bildet, die an das Entoderm und das Ektoderm anstößt, und anderseits an der Stelle der späteren seitlichen Leibes- und Darmwand nichts als die gleichartigen Zellen der Hautplatten mit dem Hornblatte und den Darmfaserplatten mit dem Darmdrüsenblatte sich finden und von Cutis, Mucosa, Muskellagen, Rippen, Bauchfell nichts zu sehen ist. Sehr eigentümlich ist endlich auch, dass die primitiven Aorten an das Darmepithel und die Urnierengänge an die Epidermis angrenzen.

Es ist wesentlich das Verdienst von Rathke, Reichert und vor allen von Remak, genau ermittelt zu haben, wie diese primitiven Zustände in die späteren übergehen, und gibt das Folgende nach eigenen Erfahrungen, die einem guten Teile nach die Angaben von Remak bestätigen, eine Schilderung dieser Vorgänge.

Urwirbel.

Die Urwirbel, anfangs ganz solide, aus Zellen zusammengesetzte Gebilde, entwickeln später eine Höhle im Innern, infolge eines Vorganges, der mit demjenigen der Spaltbildung in den Seitenplatten verglichen werden kann, um so mehr, als diese Höhle auch während einer kurzen Zeit mit der Spalte der Seitenplatten in Verbindung zu sein

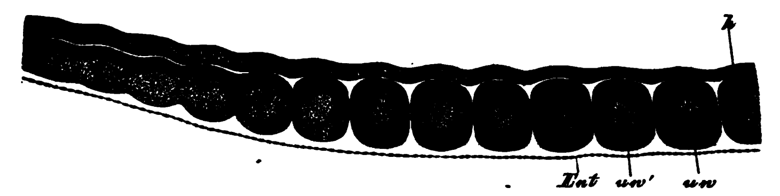


Fig. 56.

scheint. Nachdem die Urwirbelhöhle (Fig. 56) eine Zeitlang bestanden, wuchert die untere Wand der Urwirbelblase, namentlich an der Umbiegungsstelle in die mediane Wand, in die Höhle hinein und füllt dieselbe mit einer immer breiter werdenden Wucherung nach und nach so aus, dass von der ursprünglichen Höhle bald nur noch eine Spalte übrig bleibt, welche später ganz schmal wird und schließlich verschwindet. Bevor dies geschieht, hat sich jedoch die obere Wand der

Muskelplatte.

Urwirbelblase als ein besonderes Gebilde, die Muskelplatte oder

Fig. 56. Längsschnitt durch die hinteren Urwirbel eines Hühnerembryo von 1 Tag und 20 Stunden. Vergr. 70mal. *uw* Urwirbel; *uw'* Urwirbelhöhle; *h* Hornblatt, Ektoderm; *Ent* Entoderm.

Rückentafel von Remak, von dem übrigen Urwirbel, den ich nun den eigentlichen Urwirbel nenne (Wirbelkernmasse bei Remak), abgelöst und bleibt fortan durch Stellung und gestreckte Form ihrer Elemente als ein besonderes Gebilde erkennbar.

Eigentlicher Urwirbel.

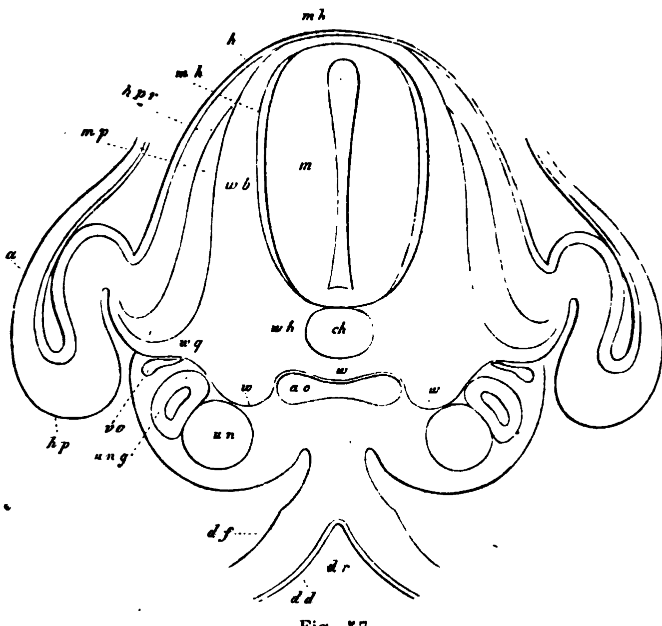


Fig. 57.

In zweiter Linie umwachsen die eigentlichen Urwirbel die Chorda, die vorläufig noch ihre frühere Stärke beibehält, und das Rückenmark. Die Umschließung des letzteren beginnt am 3. Tage durch eine dünne Lamelle, welche von den seitlich neben dem Rückenmark gelegenen Teilen der eigentlichen Urwirbel ausgeht und, zwischen Rückenmark, Muskelplatte und Hornblatt wuchernd, am 4. Tage mit derjenigen der andern Seite verschmilzt (Fig. 57 und 58). Diese Lamelle ist die obere Vereinigungshaut von Rathke (*Membrana reuniens superior*), welche

Obere Vereinigungshaut.

Fig. 57. Querschnitt durch den hinteren Teil des Rumpfes eines Hühnerembryo von 4 Tagen, 90—100mal vergr. Die Buchstaben wie in Fig. 44. *ao* die schon verschmolzenen zwei primitiven Aorten; *vc Vena cardinalis; wh* häutige Anlage des Wirbelkörpers, aus einem Teile des Urwirbels entstanden, die Chorda nur unten umfassend; *www* wenig scharf markirte Grenze der Produkte des Urwirbels gegen die Produkte der Mittelplatten und die Aorta; *wb* häutige Wirbelbogen über dem Medullarrohre vereint (*Membr. reuniens superior*, Rathke); *wq* Fortsetzung der Wirbelanlage gegen die Bauchwand (Querfortsatz und Rippe); *mp* Muskelplatte; *hpr* Hautplatte des Rückens; *mh* Hülle des Markes, ein Produkt des Urwirbels; *a* Amnion, welches ganz geschlossen war, aber nicht ausgezeichnet ist. Die Markhöhle ist auch mit *mh* bezeichnet.

auch a potiori mit dem Namen der häutigen Wirbelbogen bezeichnet werden kann. Die Umwachsung der Chorda geschieht von den tieferen Teilen der eigentlichen Urwirbel aus und zwar zuerst an der unteren Seite derselben (Fig. 57) und später erst durch ein dünnes Blatt, das zwischen ihr und dem Marke hineinwuchert (Fig. 58). So wird schließlich die Chorda ganz von dem Blastem der eigentlichen Urwirbel umschlossen, welches hier als äußere Scheide der Chorda bezeichnet werden kann, und ist nun aus den eigentlichen Urwirbeln, welche auch in der Länge miteinander verschmelzen, eine vollkommene Wirbelsäule, freilich noch im häutigen Zustande, hervorgegangen, indem aus dem unteren Teile der Urwirbel die äußere Scheide der Chorda oder die Anlage der Wirbelkörper sich entwickelt hat, aus dem oberen Teile derselben dagegen die damit untrennbar verbundenen häutigen oberen Bogen. Nachdem diese häutige Wirbelsäulenanlage, welche ganz und gar an die häutigen Wirbelsäulen der Cyklostomen und der Embryonen der höheren Fische erinnert, eine Zeitlang bestanden hat, verknorpelt dieselbe von den Wirbelkörpern aus, so dass wie aus einem Gusse gebildete Knorpelwirbel mit Körper, Bogen und Fortsätzen entstehen und der Rest als *Ligamenta intervertebralia*, *Lig. flava* etc. und als Perichondrium erscheint.

Umwachsung der Chorda.

Aeußere Scheide der Chorda.

Fig. 58.

Nachdem die geschilderten Veränderungen in der Achse und am Rücken stattgefunden haben, beginnen wichtige Vorgänge, welche nach und nach zur endlichen Vollendung der Rücken- und Bauchwand führen

Fig. 58. Querschnitt eines Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. 32mal. *ch* Chorda; *a* Aorta; *g* Ganglion spinale; *mp* Muskelplatte; *mp'* Fortsetzung derselben in die Bauchwand; *nsp* *Nervus spinalis; ng* Urnierengang; *w* Wolffscher Körper; *p* Bauchhöhle; *m* Mesenterium; *k* Anlage der Sexualdrüse mit Keimepithel; *csp* Wirbelkanal; *wk* Wirbelkörperanlage; *vc* *Vena cardinalis; bw* primitive Bauchwand.

und wesentlich darauf beruhen, dass Teile der Urwirbel, d. h. die Muskelplatte und der Wirbelbogen, denen Auswüchse aus dem Rückenmarke in Gestalt der Spinalnerven sich beigesellen, teils nach oben um das Mark herum, teils nach unten in die Bauchwand, d. h. in die Hautplatten hineinwachsen, während zugleich diese letzten Platten auch selbst nach dem Rücken sich hinauf entwickeln. Betrachten wir zuerst die Bildung der Bauchwand. Die ursprüngliche Bauchwand besteht, wie wir oben sahen, aus der äußeren Lamelle der Seitenplatten oder aus den Hautplatten *hp* und dem hier etwas dickeren Hornblatte. Anfänglich von den Urwirbeln getrennt, verwachsen später die Hautplatten mit denselben (Fig. 57, 58), und nun beginnen die Muskelplatte, der Spinalnerv und die Seitenteile der häutigen Wirbelsäule, welche Teile zusammen Remak als Produkte der Urwirbel bezeichnet, in die Hautplatten hineinzuwachsen, in der Art, dass sie dieselben in einen dickeren äußeren und einen dünneren Teil sondern oder spalten. Ist dieser Vorgang bis zu einer gewissen Entwickelung gelangt, so besteht dann die Bauchwand aus folgenden Schichten: 1) dem Hornblatte oder der späteren Epidermis, 2) der äußeren dickeren Lage der Hautplatten oder der Anlage der Cutis, 3) der Muskelplatte oder der Anlage der visceralen Muskeln (*Intercostales* u. s. w.) samt den Anlagen der *Nervi intercostales* und der Rippen, welche letzteren im Knorpelzustande anfangs durch Bandmasse mit den Wirbeln verbunden sind, und 4) der inneren Lage der Hautplatten oder der Anlage der Serosa. Wo keine Rippen sich finden, fehlt das Hineinwachsen der Urwirbelprodukte und Achsengebilde in die Bauchwand doch nicht, beschränkt sich jedoch auf die Muskeln und Nerven samt begleitendem Bindegewebe, und gehören daher die Bauchmuskeln in dieselbe Muskelgruppe wie die Zwischenrippenmuskeln.

Bildung der späteren Bauchwand.

Der erste, der die eben geschilderten Vorgänge beobachtet hat, Rathke, nennt die ursprüngliche Bauchwand die untere Vereinigungshaut (*Membrana reuniens inferior*) und die hineinwachsenden Teile die Bauchplatten, doch hat Rathke darin geirrt, dass er die Vereinigungshaut durch die Bauchplatten verdrängt werden lässt. Hierauf hat Reichert gesehen, dass die Bauchplatten, die er Visceralplatten heißt, nur in die Bauchwand hineinwachsen, und endlich Remak eine sehr gelungene Darstellung des ganzen Vorganges gegeben. Ihre letzte Ausbildung erreicht die Bauchwand dadurch, dass, nachdem die Rippen knorpelig angelegt und die einzelnen Muskeln differenziert sind, was lange vor der Zeit geschieht, in der die Bauchplatten die vordere Mittellinie erreichen, nun diese Teile selbst durch fortgesetztes Wachstum in der ursprünglichen Bauchwand, die mittlerweile bis auf

***Membrana reuniens inferior.* Bauchplatten.**

den Nabel sich geschlossen hat, sich weiter schieben, bis sie endlich in der vorderen Mittellinie zur Berührung kommen, wie die Recti, oder selbst verwachsen, wie die beiden aus den Rippenenden hervorgegangenen Brustbeinhälften, wovon später noch weiter gehandelt werden soll.

Letzte Ausbildung des Rückens.

Bei der Ausbildung des Rückens fragt es sich in erster Linie, von wo die Cutislage dieser Gegend abstammt. Remak lässt dieselbe von der Hautplatte der Bauchwand nach der Dorsalseite zu auswachsen, ich dagegen glaube vor kurzem gesehen zu haben, dass dieselbe *in loco* durch Abspaltung einer Lage der Muskelplatte entsteht (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, Taf. XII, fig. 5 c). Einmal gebildet liegt die Hautplatte des Rückens zwischen den Muskelplatten und dem Hornblatte und verschmilzt später, gegen die dorsale Mittellinie vorwachsend, nach außen von den oberen häutigen Bogen (der *Membrana reuniens superior* von Rathke) gelegen, mit derjenigen der andern Seite.

Ist die Hautschicht des Rückens einmal angelegt (Fig. 57, 58), so wird der Rücken langsam dadurch vollendet, dass erstens die knorpeligen Wirbelbogen, die mittlerweile entstanden sind, mit ihren oberen Enden in den ursprünglichen häutigen Bogen einander entgegenwachsen und endlich, was jedoch erst spät geschieht, sich vereinen und zweitens die Muskelplatten auch nach oben Ausläufer senden, aus denen dann, zusammen mit den übrigen im Bereiche der Wirbelanlagen gelegenen Teilen derselben, die vertebralen Muskeln sich gestalten.

§ 13.

Erste Entwickelung des Säugetiereies nach der Furchung. Bildung der Keimblase, des Fruchthofes und der ersten Anlage des Embryo.

Erste Entwickelung der Säugetiere.

Ich wende mich nun zu einer Besprechung der ersten Entwickelung der Säugetiere, wobei ich vorwiegend an das am genauesten untersuchte Kaninchen mich halte.

Wie schon früher angegeben wurde, macht das Kaninchenei im Eileiter einen totalen Furchungsprozess durch, infolge dessen der Dotter schließlich in einen kugeligen Haufen zahlreicher kleiner Furchungskugeln von 20—45 μ Größe übergeht. In dieser Gestalt tritt das Ei, umgeben von der unveränderten äußeren Eihülle, der Zona pellucida, und beim Kaninchen auch umhüllt von einer mächtigen sogenannten Eiweißschicht, die jedoch nach E. Berg kein Eiweiß enthält und daher besser Gallertschicht heißt, in den Uterus. Hier vergrößern sich nun sofort alle oberflächlichen Furchungskugeln, erhalten scharfe Begrenzungen und polygonale Gestalt und bilden so ein schönes Zellengewebe, ähnlich

einem einfachen Pflasterepithel, so dass dann innerhalb der Zona und derselben dicht anliegend eine Blase entsteht, welche aus einer einzigen Schicht mosaikartig angeordneter Zellen besteht (Fig. 59).

Keimblase.

Im Innern dieser sogenannten Keimblase (*Vesicula blastodermica*) befindet sich Flüssigkeit und die zentrale Masse der Furchungskugeln. Anfangs ist die erstere spärlich und die Keimblase den inneren Kugeln noch dicht anliegend. Bald aber hebt sich die Blase an einer Seite mehr ab, ihre Elemente wachsen und vermehren sich auch, während immer mehr Flüssigkeit zwischen der Blase und dem Reste der Furchungskugeln sich bildet, und so wird dieser Rest schließlich an eine Seite der Blase gedrängt (Fig. 59 *c*), wo er zuerst eine halbkugelig vorspringende Masse bildet, deren Elemente als noch unveränderte Furchungskugeln anzusehen sind.

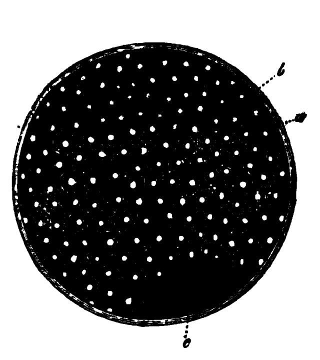


Fig. 59.

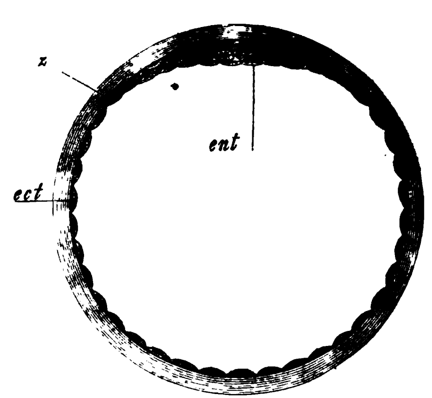


Fig. 60.

Während nun die Keimblase wächst, wandelt sich der Rest der Furchungskugeln, indem dessen Elemente sich verkleinern, immer mehr in eine scheibenförmige Platte um (Fig. 60 *ent*), welche endlich an Keimblasen von 0,6 mm als eine doppeltblätterige Scheibe von 0,3 mm Durchmesser erscheint und das in der Anlage begriffene innere Keimblatt (Entoderm) und das sekundäre oder bleibende Ektoderm darstellt, während die zuerst gebildete Blase oder das, was bisher Keimblase hieß, die Bedeutung eines primitiven äußeren Keimblattes hat.

Fig. 59. Kaninchenei aus dem Uterus, von circa 0,011 Par. Zoll Größe, das innerhalb der *Zona pellucida a* die einschichtige Keimblase *b* und im Innern derselben einen Rest nicht verbrauchter Furchungskugeln *c* zeigt. Die in diesem Stadium noch ziemlich mächtige Eiweißschicht ist nicht dargestellt. Nach Bischoff, Tafel IV, Fig. 35.

Fig. 60. Keimblase eines Kaninchens aus dem Uterus von 0,494 mm, 100mal vergr. *z Zona pellucida* und Gallertschicht; *ect* primitive Lage der Keimblase oder primitives Ektoderm derselben; *ent* innere Furchungskugeln in der Umbildung in das bleibende Ektoderm und das Entoderm begriffen.

In weiterer Entwickelung wächst nun die Keimblase als Ganzes und ebenso ihre verdickte Stelle in der Fläche, bei welchem Wachstume das sekundäre Ektoderm mit seinem Rande dem primitiven Ektoderm sich anfügt und wie ein Teil der gesamten Keimblase erscheint, wogegen das Entoderm ein selbständiges tieferes Blatt bildet und für sich an der Innenfläche der Keimblase wuchert. Hat die Keimblase einen Durchmesser von 1,6—2,0 mm erlangt, so erscheint da, wo dieselbe dreiblätterig ist, ein weißer, runder, undurchsichtiger Fleck, der Embryo-

Embryonalfleck.

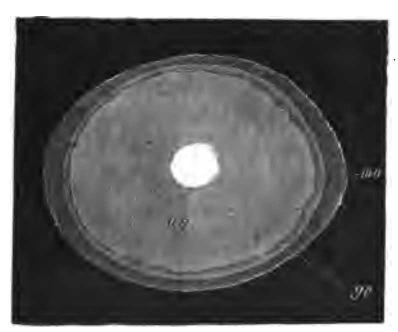




Fig. 61.



Fig. 62.

nalfleck (*Area embryonalis, tache embryonaire*), früher fälschlich der Fruchthof genannt, der nichts anderes ist als die erste Anlage des Embryo und dadurch entsteht, dass hier das sekundäre Ektoderm eine besondere Umgestaltung erleidet.

Fig. 61 und 62 zeigen ein älteres solches Ei des Kaninchens von 3,47 mm Länge und 2,85 mm Breite vom 7. Tage, das noch frei im Uterus lag, in zwei Ansichten. Die von der Keimblase etwas abstehende Eihaut *mo* besteht aus zwei Lagen. Die innere ist die *Zona pellucida*, zeigt scharfe Konturen und besitzt überall dieselbe Dicke von 11,0 bis 11,5 μ, während eine nach außen von ihr befindliche Lage, die als Rest der Gallertschicht des Eileitereies sich darstellt, durch ihre wechselnde Dicke von 7—15 μ sich auszeichnet und überdies stellenweise flache, warzenförmige Verdickungen zeigt, deren Dicke jedoch nicht mehr als das Doppelte der Lage selbst beträgt. Die Keimblase selbst ist wie das ganze Ei länglich rund und zeigt einmal einen runden weißlichen Fleck,

Fig. 61. Ein Ei des Kaninchens aus dem Uterus von 7 Tagen und 3,47 mm Länge von oben gesehen. *mo* *Zona pellucida* mit dem Rest der Gallertschicht, eine äußere Eihaut darstellend und von der Keimblase künstlich abgehoben; *ag* Embryonalfleck; *ge* Grenze des Entoderms oder die Linie, bis zu welcher die Keimblase doppeltblätterig ist. Vergr. fast 10mal.

Fig. 62. Dasselbe Ei in der Seitenansicht dargestellt, mit Weglassung der äußeren Eihaut. Buchstaben wie vorhin. Vergr. fast 10mal.

den Embryonalfleck *ag*, von 0,57 mm Durchmesser genau in der Mitte der Keimblase, da, wo der längere und der kürzere Durchmesser derselben sich schneiden, und zweitens in einer ziemlichen Entfernung von demselben eine leicht wellenförmige oder schwach gezackte unregelmässige Linie *ge*, welche die Stelle bezeichnet, bis zu welcher, vom Embryonalflecke an gerechnet, das Entoderm gewuchert ist und die Keimblase doppeltblätterig erscheint.

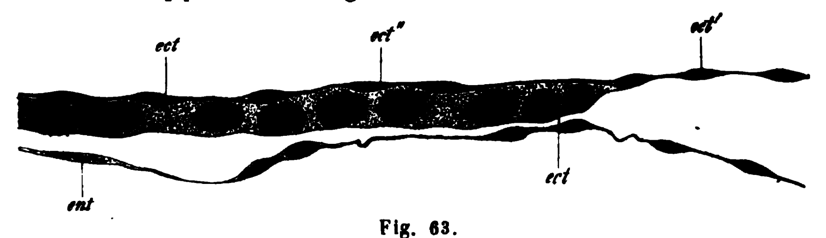


Fig. 63.

Der Embryonalfleck (Fig. 64, 65) tritt an der Stelle der Keimblase auf, die, wie wir oben sahen, ursprünglich dreiblätterig ist. Von diesen drei Lagen, die Fig. 63 von einer jüngeren Keimblase zeigt, vergeht jedoch das primitive Ektoderm sehr bald und besteht dann der Fleck wesentlich nur aus zwei Lagen, dem sekundären oder bleibenden

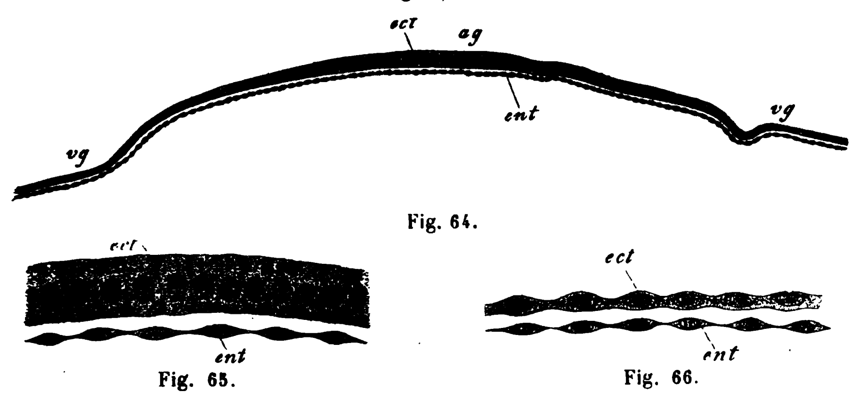


Fig. 64.

Fig. 65. Fig. 66.

Fig. 63. Durchschnitt durch den Rand der 0,71 mm großen Embryonalanlage eines Kaninchens vom 5. Tage. *ect′* primitives Ektoderm der Keimblase; *ect″* dasselbe an der Embryonalanlage oder Raubersche Schicht; *ect* bleibendes Ektoderm in *ect′* übergehend; *ent* Entoderm. Starke Vergrößerung.

Fig. 64. Durchschnitt durch den noch runden Embryonalfleck (Fruchthof) eines Kanincheneies von 7 Tagen. Vergr. 80mal. *ag* Embryonalfleck; *vg* Keimblase; *ent* Entoderm; *ect* Ektoderm.

Fig. 65. Ein Teil des Embryonalfleckes (Fruchthofes) der Fig. 64, 360mal vergr. Buchstaben wie dort.

Fig. 66. Ein Teil des doppeltblätterigen Abschnittes der Keimblase der Fig. 64, 360mal vergr. Buchstaben wie dort.

Ektoderm und dem Entoderm, von welchen das letztere am Embryonalflecke genau ebenso beschaffen und ebenso dünn (von 7,6—11,0 μ) ist, wie im doppeltblätterigen Teile der Keimblase (Fig. 66), wogegen das bleibende Ektoderm am Embryonalflecke 22 μ in der Dicke misst, während dasselbe im übrigen Teile der Keimblase nicht mehr als 7—8 μ beträgt.

Es beruht somit die größere Dicke der Keimblase am Embryonalflecke einzig und allein auf der größeren Dicke des bleibenden Ektoderms, welches aus einer einfachen Lage walzenförmiger kernhaltiger Elemente von 11—15 μ Breite besteht, wogegen die Zellen des Entoderms hier 19—26 μ in der Breite messen und so abgeplattet sind, dass die Stellen, wo die 11—12 μ großen Zellenkerne sitzen, oft als Verdickungen erscheinen. Beiderlei Zellen sind von der Fläche zierlich polygonal, wie Pflasterepithelien.

Die Zellen des bleibenden Ektoderms des Embryonalfleckes gehen am Rande desselben in die Elemente der äußeren ursprünglichen Ektodermlage der Keimblase über (Fig. 63, 64) und stellen somit beiderlei Teile eine vollkommen geschlossene einschichtige Blase dar. Dagegen setzt sich das Entoderm des Embryonalfleckes nur bis zur Linie *ge* auf die Keimblase fort, und ist somit die innere Lamelle der Keimblase in diesem Stadium noch von Kelchform.

Anmerkung. Man glaubte früher, dass die inneren Furchungskugeln nur zum späteren Entoderm sich gestalten und dass das bleibende Ektoderm der ursprünglichen Keimblase seinen Ursprung verdanke. Es zeigte jedoch Rauber, dass in der Gegend des Embryonalfleckes außer dem Ektoderm und Entoderm noch eine oberflächliche Lage platter Zellen vorhanden ist, die in die äußere Wand der Keimblase übergeht, und Lieberkühn wies nach, dass nicht die primitive Keimblase, sondern der innere Rest der Furchungskugeln das bleibende Ektoderm erzeugt, welches somit oberflächlich noch von der von Rauber entdeckten Zellenschicht bedeckt wäre. Diese «Raubersche Schicht» die somit ein Teil der primitiven Keimblase ist, vergeht später, indem ihre Elemente zerfallen und vergehen (ich), vielleicht auch zum Teil in das bleibende Ektoderm aufgenommen werden (Balfour, Heape), und tritt dann dieses bleibende Ektoderm an ihrer Stelle in Verbindung mit dem peripheren Ektoderm der Keimblase.

In weiterer Entwickelung dehnt sich das innere Blatt der Keimblase immer weiter gegen den dem Embryonalflecke gegenüberliegenden Pol aus und wird die *Area embryonalis* selbst birnförmig (Fig. 67, 68), worauf dann an noch größeren Keimblasen die ersten Spuren der Organe des Embryo auftreten.

Es bildet sich nämlich am hintersten Ende des birnförmigen Embryonalfleckes eine rundliche Verdickung, welche allmählich nach vorn in einen kegelförmigen Anhang sich verlängert (Fig. 69), welche Verdickung, wie der weitere Verlauf lehrt, nichts anderes ist als die erste

Andeutung des Primitivstreifens, den Fig. 71 mit der Primitivrinne von einem etwas älteren Eie und zwar in der hinteren Hälfte der Embryonalanlage zeigt.

Die wirkliche Natur des auftretenden Primitivstreifens kann auch beim Kaninchen nur an Schnitten erkannt werden, und ergeben solche

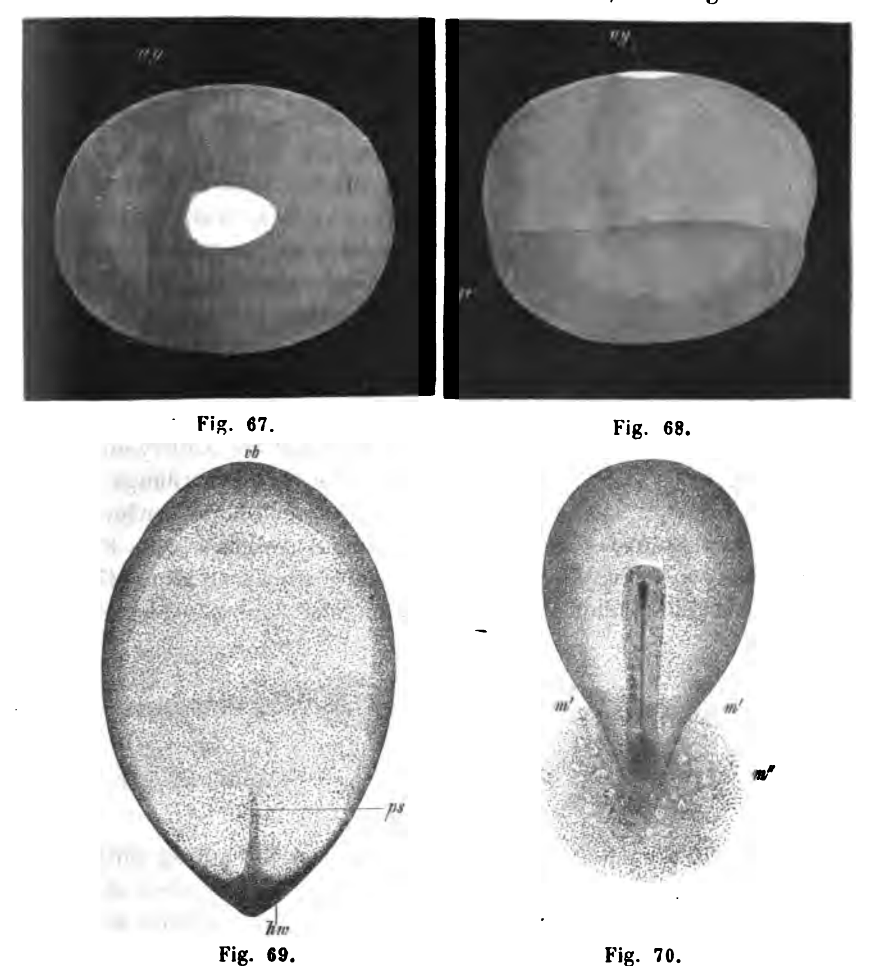


Fig. 67. Fig. 68.

Fig. 69. Fig. 70.

Fig. 67 und 68. Keimblasen des Kaninchens von 7 Tagen ohne äußere Eihaut von der Seite und von der Fläche. Länge 4,4 mm. *ag* Embryonalfleck (*Area embryonalis*) von 1,3 mm Länge und 0,8 mm Breite; *ge* Stelle, bis zu welcher die Keimblase doppeltblätterig ist. Vergr. 10mal.

Fig. 69. *Area embryonalis* (Embryonalfleck) von 1,79 : 1,25 mm eines Kanincheneies (Keimblase) von 5 : 4 mm und 6 Tagen und $18^1/_2$ Stunden mit Endwulst und kurzem Primitivstreifen, 33mal vergr.

Fig. 70. *Area embryonalis* von 1,34 : 0,85 mm und 5 Tagen mit Primitivstreifen ohne Primitivrinne, aber zwei Endwülsten. Am hinteren Ende die erste Andeutung des Mesoderms. Vergr. 28mal.

(Fig. 72), dass auch beim Säugetiere, wie beim Hühnchen, der Primitivstreifen als eine Verdickung oder Wucherung des Ektoderms auftritt, welche Verdickung, wie das Weitere ergibt, nichts anderes ist als die erste Spur des mittleren Keimblattes.

Wir verfolgen nun den Primitivstreifen in seiner Entwickelung weiter.

Zwischen dem 7. und 8. Tage setzen sich die Eier des Kaninchens im Uterus fest, und erst von dieser Zeit an erscheint der Primitivstreifen in einer Form, die derjenigen des Hühnchens entspricht (Fig. 73, 74). Solche Eier zeigen scheinbar noch denselben birnförmigen Embryonalfleck wie früher, sieht man jedoch genauer zu, so findet man, dass diese Area noch von einem größeren Hofe umsäumt ist, der nichts anderes darstellt als das, was wir beim Hühnchen *Area vasculosa* nannten, während der bisher so genannte Embryonalfleck, der Fruchthof der früheren Autoren, nun ganz und gar als Embryonalanlage erscheint. Wie beim Hühnchen hängt die Bildung des Gefäßhofes auch beim Kaninchen mit der Entwickelung des Mesoderms zusammen, welches vom Primitivstreifen aus zwischen Ektoderm und Entoderm wuchernd allmählich über den ganzen Embryonalfleck sich ausdehnt und dann von hier aus auch

Area vasculosa s. opaca.

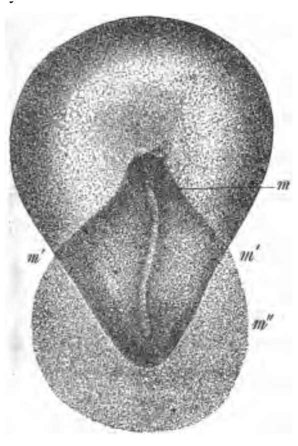


Fig. 71.

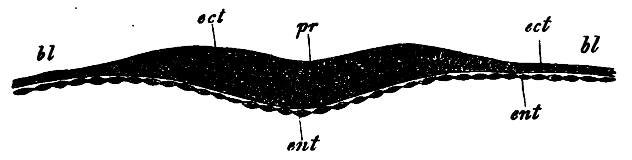


Fig. 72.

auf die Keimblase übergeht. Der Anfang dieser Gestaltung fällt in die Zeit des ersten Auftretens des Primitivstreifens und ergeben sich hierbei folgende Erscheinungen. Solange als der Primitivstreifen noch kurz ist, geht die der Bildung desselben zu Grunde liegende Ektodermwucherung nicht über den Bereich des Streifens hinaus. Später dagegen tritt die vorhin erwähnte freie Mesodermwucherung aus, welche am

Fig. 71. *Area* eines Kaninchens von 1,65 : 1,22 mm von 6 Tagen 20½ Stunden mit Primitivstreifen, Primitivrinne, Endwülsten, frühem Stadium des Mesoderms, 28mal vergr.

Fig. 72. Querschnitt durch den dickeren Teil der ersten Anlage des Primitivstreifens eines Kanincheneies von 7 Tagen, 105mal vergr. *pr* Primitivstreifen; *bl* Keimblase; *ect* Ektoderm; *ent* Entoderm.

hinteren Ende des Primitivstreifens beginnt und sofort auf die angrenzenden Teile der Keimblase übergeht (Fig. 70). Nach und nach entwickelt nun der Primitivstreifen in seiner ganzen Länge freies Mesoderm, so jedoch, dass die Erzeugung dieses letzteren noch lange am hinteren Ende des Streifens rascher vor sich geht. So entstehen Zustände, wie Fig. 71 einen darstellt, indem die freie Mesodermplatte am vorderen Ende des Primitivstreifens ganz schmal ist, nach hinten zu immer mehr sich verbreitert und endlich als breiter, in der Keimblase gelegener Hof das spitze Ende der Embryonalanlage umsäumt. Im weiteren Verlauf wuchert nun das Mesoderm immer weiter nach außen und auch nach vorn um die Embryonalanlage herum, bis dieselbe am Ende ganz von einem Mesodermhofe umgeben ist, der jedoch verschieden vom Hühnchen am Kopfe ganz schmal und hinten viel breiter ist (Fig. 74). Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung ist die, dass die Ausbreitung des Mesoderms vor dem Primitivstreifen nicht in Gestalt einer zusammenhängenden Platte, sondern mit drei Abteilungen statthat. Einmal bildet sich vom Primitivstreifen aus auch hier wie beim Hühnchen ein Kopffortsatz (Fig. 73) und zweitens wuchert das Mesoderm neben demselben mit zwei selbständigen Platten nach vorn, welche erst im Bereiche der vordersten Kopfteile untereinander verschmelzen. Doch ist dieser Zustand allem Anscheine nach kein länger andauernder, und vereinigen sich später die seitlichen Mesodermlamellen untereinander und mit dem Kopffortsatz, so jedoch, dass wie beim Hühnchen unmittelbar vor dem Kopfe des Embryo eine Mesodermschicht fehlt.

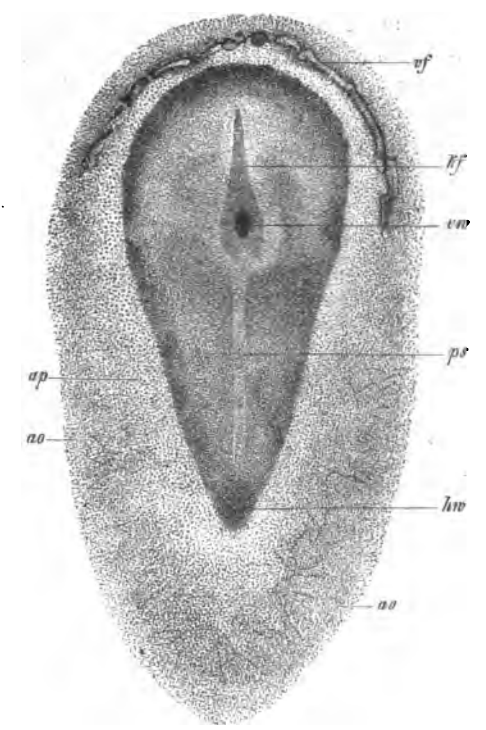


Fig. 73.

Fig. 73. Embryonalanlage eines Kaninchens von 7 Tagen und 14 Stunden mit Primitivstreifen *ps* und Kopffortsatz *kf*. — *ao Area opaca* mit mittlerem Keimblatte den Embryo rings umgebend; *vf* vordere Keimfalte; *vw* vorderer Wulst (HENSENscher Knopf); *hw* hinterer Wulst oder Endwulst. Größe der *Area* 1,94 : 1,05 mm.

§ 14.

Weitere Umbildungen der Embryonalanlage des Kaninchens.

Rückenfurche.

Nachdem der Primitivstreifen einige Zeit bestanden hat, entsteht vor demselben die Rückenfurche als ein anfänglich ganz kurzes Gebilde (Fig. 74), das jedoch bald, zugleich mit der Embryonalanlage, eine größere

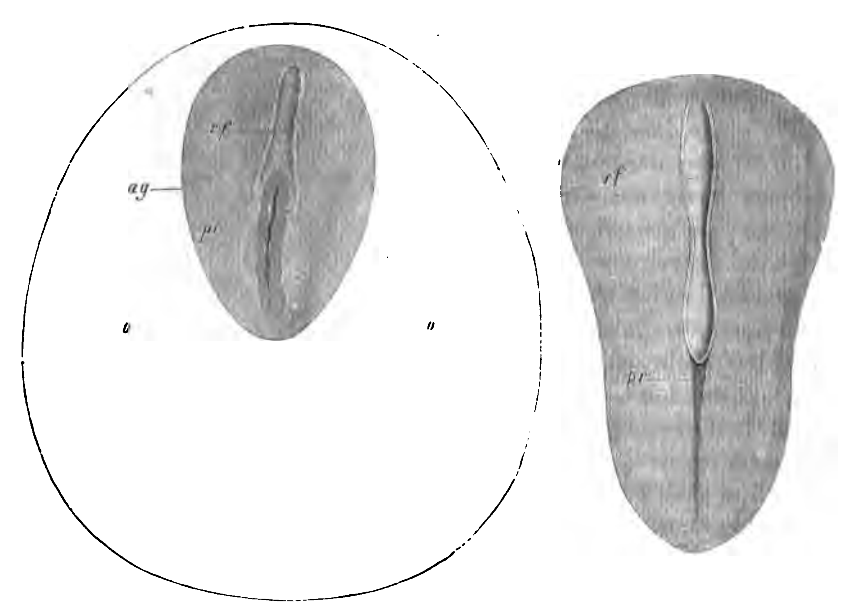


Fig. 74. Fig. 75.

Länge gewinnt, während der Primitivstreifen allmählich relativ und absolut abnimmt und undeutlich wird. So entstehen Zustände, wie sie Fig. 75 und 76 darstellen. Bei dem letzteren Eie ergab sich auch zum ersten Male mit voller Bestimmtheit, dass die ganze, nun leierförmige Embryonalanlage zum Embryo wird, denn hier konnte man bereits mit Ausnahme der hintersten Teile die breite Stammzone *stz* mit zwei Urwirbeln von der Parietalzone *pz* unterscheiden, die den Randteil der bisher so genannten Embryonalanlage oder des früheren Embryonalfleckes bildete. Im Flächenbilde sah man die Rückenfurche (*rf*) deutlich, welche in der Urwirbelgegend und hinter derselben am breitesten war,

Stammzone.
Parietalzone.
Urwirbel.

Fig. 74. *Area vasculosa* und Embryonalfleck (Embryonalanlage) eines Kanincheneies von 7 Tagen, 28mal vergr. *o* Gefäßhof (*Area opaca*) von 0,20 mm, seitlich 0,57 mm, hinten 1,71 mm breit; *ag* Embryonalfleck oder Embryonalanlage; *pr* Primitivstreifen; *rf* Rückenfurche.

Fig. 75. Embryonalfleck oder Embryonalanlage eines Kanincheneies von 8 Tagen und 4 Stunden, 20mal vergr. *rf* Rückenfurche; *pr* Primitivstreifen.

vorn dagegen um das Doppelte sich verschmälerte, und außerdem fand sich in der Parietalzone zu beiden Seiten der Kopfgegend eine dunklere Stelle am Rande, *h*, welche nichts anderes als die erste schwache Andeutung der beiden Herzanlagen ist, wie später gezeigt werden soll. Herzanlagen.

Die nun folgenden Stadien sind, wenn man bereits mit der Entwickelung des Hühnchens vertraut ist, leicht verständlich. Bei dem Embryo der Fig. 77 besass die Stammzone (*stz*) dieselben Umrisse wie die Embryonalanlage und war ringsherum scharf gezeichnet, vor allem vorn, vor den Urwirbeln, woselbst ihre Begrenzung mit dem Rande der Medullarplatte *mp* zusammenfiel und eigentlich von den noch wenig vortretenden Rückenwülsten dargestellt wurde. Dieser Kopfteil der Stammzone zerfiel in einen vorderen breiteren Abschnitt, die Anlage des Vorderhirnes, und in einen schmäleren hinteren Teil, die Anlage von Mittelhirn und Hinterhirn.

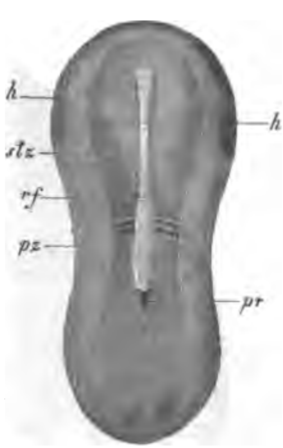


Fig. 76.

Mitten über den ganzen Kopfteil zog sich eine Furche, die Rückenfurche, deren tiefster Teil allein im Flächenbilde sichtbar war, wogegen Querschnitte lehrten, dass die Rückenfurche und ebenso die Medullarplatte die ganze Länge und Breite der Stammzone am Kopfe einnahmen. Im Vergleiche mit dem Hühnchen fällt besonders die scharfe vordere Begrenzung der Medullarplatte auf, und lässt sich überhaupt sagen, dass bei Säugetieren schon in diesem früheren Stadium die Anlage des Gehirnes viel bestimmter gezeichnet auftritt. Von der Parietalzone ist nur das zu erwähnen, dass dieselbe vorn am Kopfteile nahe am Rande jederseits ein röhrenförmiges Gebilde zeigt (*hz*), welches die nun deutliche erste Anlage je einer Herzhälfte ist.

Die vom Mesoderm eingenommene Fläche um den Embryo herum kann nun Gefäßhof (*ao*) heißen, denn es zeigte dieselbe bereits undeutliche Gefäßanlagen in Gestalt solider und hohler Zellenstränge und als Novum einen hellen Fruchthof, *Area pellucida*, in Form eines am Kopfe schmalen, nach hinten sich verbreiternden hellen Saumes, der dadurch in die Erscheinung tritt, dass nun das Blastoderm in der nächsten *Area pellucida.*

Fig. 76. Embryonalanlage eines andern Eies desselben Kaninchens, von dem Fig. 74 stammt. Vergr. 20mal. *rf* Rückenfurche; *pr* Rest des Primitivstreifens; *stz* Stammzone mit 2 Urwirbeln; *pz* Parietalzone; *h* erste Andeutung der Herzanlagen.

Nähe der Embryonalanlage dünner ist als weiter nach außen. Während jedoch beim Hühnchen in der *Area opaca* das Entoderm sich verdickt, ist es beim Kaninchen gerade umgekehrt das Ektoderm, das in einer gewissen Entfernung vom Embryo mächtiger wird.

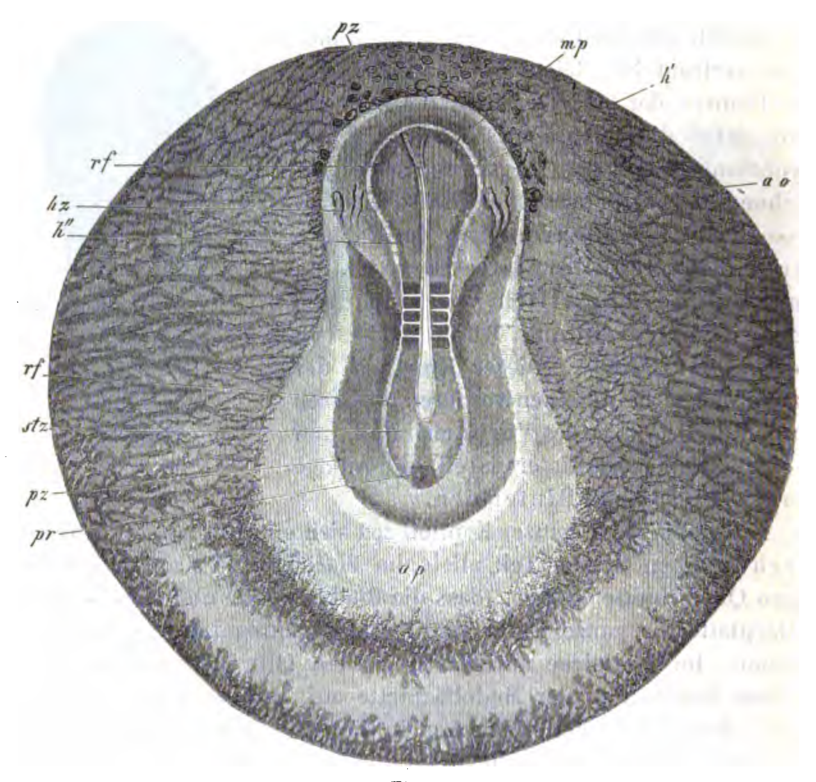


Fig. 77.

Doppelte Herzanlagen.

Einen weiter vorgerückten Embryo mit acht deutlichen Urwirbeln zeigen die Fig. 78 und 79, an dem vor allem die Herzanlagen erwähnenswert sind. Die beiden Herzhälften bilden seitlich am Kopfe wie zwei henkelartige, ganz fremdartige Ansätze, deren laterale Begrenzungen um 1,31 mm voneinander abstehen. An jeder Anlage unterscheidet man jetzt deutlich den eigentlichen Herzschlauch (*h*) und eine Spaltlücke oder Höhle, die das Herz umschließt (*ph*), die Halshöhle oder Parietal-

Fig. 77. *Area opaca* (*vasculosa*) und Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen und 9 Stunden mit 5 Urwirbeln. Länge des Embryo 3,13 mm. Vergr. nahezu 18mal. *ao Area vasculosa s. opaca*; *ap Area pellucida*; *mp* Medullarplatte am Kopfe; *h'* Gegend des späteren Vorderhirnes; *h''* Gegend des späteren Mittelhirnes; *rf* Rückenfurche; *hz* Herzanlage; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *pr* Primitivstreifen.

höhle (His). Am Herzschlauche erkennt man hinten die aus dem hellen Fruchthofe kommende *Vena omphalo-mesenterica* (*vo*), dann einen spindelförmigen mittleren Teil (*h*), die Kammer, endlich einen vorderen medianwärts gebogenen Abschnitt *a*, das Aortenende mit dem Anfange der

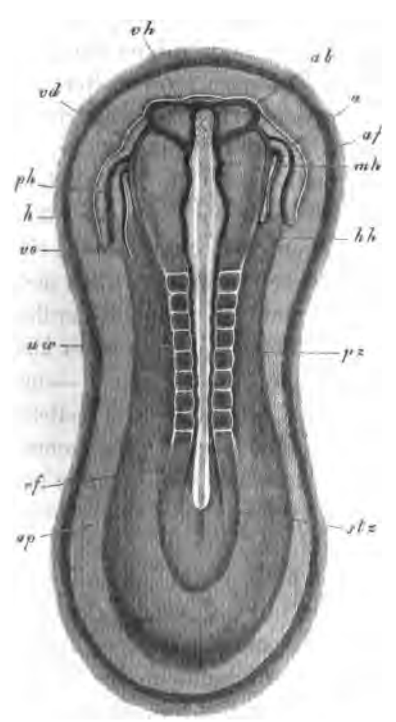


Fig. 78.

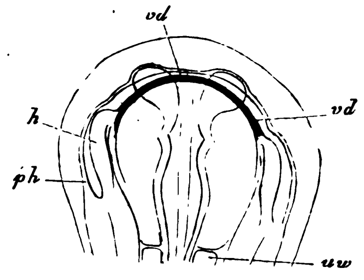


Fig. 79.

Aorta. Die Begrenzung der Parietalhöhle, die das Herz umschließt, ist besonders lateralwärts sehr deutlich, aber auch an der andern Seite nicht zu verkennen. Nach hinten geht die seitliche Begrenzung dieser Höhle in eine Falte *af* über, welche den Kopf bogenförmig umgibt und als erste Andeutung der Kopfscheide des Amnion und der Kopfkappe betrachtet werden kann.

In zweiter Linie verdient bei diesem Embryo die Medullarplatte und die Rückenfurche alle Beachtung. Die Furche ist noch in ihrer ganzen Länge offen, nichtsdestoweniger zeigt dieselbe vorn am Kopfe ganz deutlich drei Abteilungen. Von diesen ist die hinterste *hh*, dem späteren Hinterhirne entsprechende die längste, kürzer die Anlagen des Mittelhirnes *mh* und Vorderhirnes *vh*, von welchen das letztere schon jetzt die Augenblasen

Fig. 78. Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden und 3,65 mm Länge nach Erhärtung in Osmiumsäure. Vergr. 21mal. *ap Area pellucida; af* vordere Außenfalte; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *uw* Urwirbel; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *vh* Vorderhirn; *ab* Anlage der Augenblasen; *h* Herzkammer; *vo Vena omphalo-mesenterica; a* Aortenende des Herzens; *ph* Parietalhöhle oder Halshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

Fig. 79. Kopf desselben Embryo von der Bauchseite in Umrissen. Buchstaben und Vergrößerung wie vorhin.

a b als zwei seitliche, nach oben offene Ausbuchtungen erkennen lässt. Der vorderste Teil der Gehirnanlage ist übrigens etwas nach der Bauchseite gekrümmt, und zeigt der Kopf jetzt auch einen deutlichen vorderen Umschlagsrand der Parietalzone mit der Anlage des Vorderdarmes (*v d*).

Von besonderem Interesse erscheint beim Säugetierembryo die Bildung des Herzens, da dieselbe in so manchem von derjenigen der Vögel abweicht, und gebe ich daher in Fig. 80 und 81 noch zwei weitere Abbildungen, die die allmähliche Verschmelzung der Herzhälften illustrieren.

Fig. 80 stellt einen Embryo von 8 Tagen und 18 Stunden dar, der in Osmium erhärtet etwa 3 mm maß. Derselbe zeigt die beiden Herzhälften einander so genähert, dass sie nicht mehr weit von der Mittellinie der vorderen Brustwand ihre Lage haben, welche nun auch eine viel größere Länge besitzt, so dass die vordere Darmpforte nicht mehr weit von der Gegend des ersten Urwirbels absteht. Außerdem verdient Erwähnung, dass jede Herzhälfte stark gekrümmt und mit einer konkaven Seite der andern zugewendet ist, ferner dass dieselben — und dies ist wohl noch wichtiger — schon die drei Abschnitte des späteren verschmolzenen Herzens erkennen lassen, den *Bulbus aortae*, die Kammer und das Venenende. — Außer dem Herzen sind auch die dasselbe umschließenden Parietalhöhlen sehr deutlich, welche, wie Querschnitte lehren, um diese Zeit noch ganz getrennt sind.

Auffallend ist an diesem Embryo sonst noch der bedeutende ventrale Umschlag am hinteren Leibesende, der nun eine ganz deutliche hintere Darmpforte begrenzt. In der Ansicht vom Rücken her erkannte man auch, dass die Kopfscheide und Schwanzscheide des Amnion schon ziemlich gut entwickelt waren und ferner das Medullarrohr bis in die Gegend der letzten Urwirbel geschlossen erschien.

Fig. 81 endlich zeigt einen 9 Tage und 2 Stunden alten Embryo, bei dem nun die beiden Herzhälften vereinigt sind und als letzte Spur der früheren Trennung ein Septum (*s c*) im Innern aller drei Herzabschnitte erscheint. Ein Herz aus diesem Stadium ist sehr verschieden von dem primitiven Herzen eines Hühnerembryo, was einfach darin begründet ist, dass, wie bemerkt, bei Säugetieren schon vor der Verschmelzung der beiden Herzhälften die drei Herzabschnitte angelegt sind. Doch nimmt das Herz bald, indem es sich in die Länge zieht, eine *S*-förmige Gestalt an, wie sie beim Hühnchen vorkommt und wie sie auch vom Säugetierembryo schon längst durch Bischoff bekannt geworden ist.

Die übrigen Verhältnisse dieses Embryo sind folgende. Derselbe war schon erheblich der Länge nach gekrümmt und zeigte außerdem auch die vordere Kopfkrümmung ganz gut ausgeprägt, so dass von der Bauchseite her das Vorderhirn *v h* in seinen beiden Hälften mit den

Augenblasen sichtbar war. Die hinter dem Vorderhirne vor der Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte (*vaf*) gelegene leichte Vertiefung mit den zwei seitlichen Wülsten sind die ersten Anlagen der ersten Kiemenbogen und der Mundöffnung. Am Kopfe und Schwanzende fanden sich gut ausgebildete Umhüllungen vom Amnion (*am*, *haf*), und außerdem waren auch die Seitenfalten dieser Haut selbst von der Bauchseite her deutlich zu sehen (*saf*). Immerhin war an diesem Embryo noch ein großes Stück des Rückens unbedeckt, welche Stelle in Fig. 81 zum

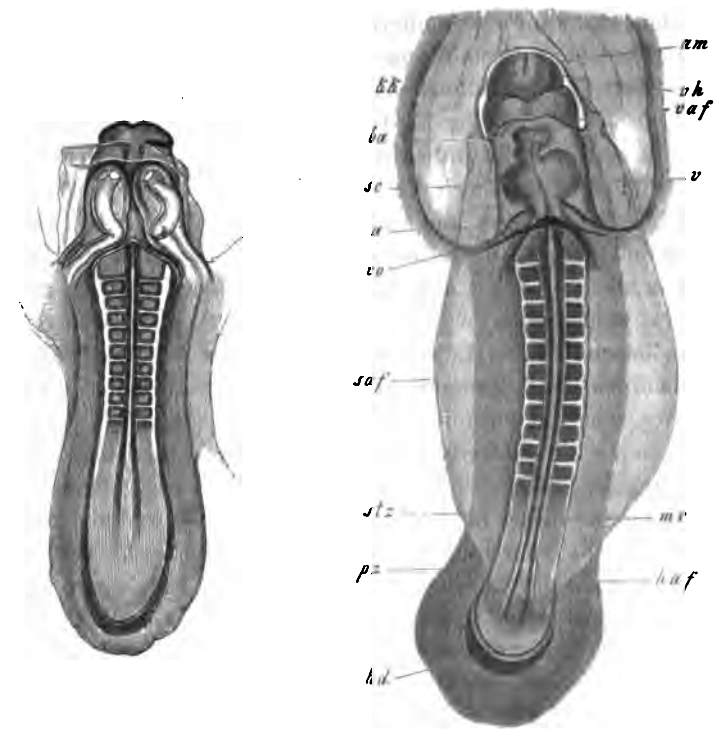


Fig. 80. Embryo des Kaninchens von 8 Tagen und 18 Stunden. Vergr. 24mal. In der vorderen Leibeswand am Kopfe die beiden Herzanlagen, an deren Endothelschläuchen das Venenende, der Kammerteil und das Arterienende deutlich zu unterscheiden sind. Wirbel sind 10 da und am hinteren Ende ist ein Umschlagsrand mit der hinteren Darmpforte sichtbar.

Fig. 81. Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden von der Bauchseite, 19mal vergr. *kk* Kopfkappe; *am* Amnion; *vaf* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionscheide; *vh* Vorderhirn; *v* Herzkammer; *ba Bulbus aortae; a* Vorhof; *vo Vena omphalo-mesenterica; sc Septum cordis; mr* Medullarrohr; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *hd* hintere Darmpforte.

Teil zu erkennen ist und beiläufig von den Buchstaben *ba* bis zu *haf* reichte. Gut entwickelt war an diesem Embryo der Vorderdarm, dessen Eingang nun am ersten Urwirbel stand, und ebenso erschien auch der Hinterdarm (*hd*) länger angelegt als früher. Eine Verdickung (Verbreiterung) am hinteren Leibesende ist die erste Spur der Allantois.

§ 15.

Letzte Ausbildung der äußeren Leibesform des Kaninchens. Eihüllen.

Nachdem der Kaninchenembryo die am Schlusse des vorigen Paragraphen beschriebene Gestalt angenommen hat, wird er in ähnlicher Weise wie derjenige des Hühnchens in seine typische Form übergeführt. Zunächst entwickelt sich der Kopf mächtig und immer mächtiger, was vor allem durch die Größe und rasche Entwickelung des Gehirns bedingt wird, und zugleich bildet sich die schon in § 14 erwähnte Krümmung desselben immer mehr aus, die auch hier als eine doppelte erscheint.

Vordere und hintere Kopfkrümmung. Scheitelhöcker. Nackenhöcker. Schwanzkrümmung.

Einen Embryo des Hundes aus dem Anfange dieser Zeit zeigt Fig. 82, an der man die vordere und hintere Kopfkrümmung mit dem Scheitel- und Nackenhöcker deutlich erkennt, während das hintere Leibesende noch ganz gerade ist. Eine weitere Stufe stellt Fig. 83 von einem Kaninchenembryo dar, indem hier auch die Schwanzkrümmung sehr gut ausgeprägt erscheint, wogegen die hintere Kopfkrümmung oder die Nackenkrümmung lange nicht so ausgebildet ist wie beim Hunde.

Das Maximum dieser Krümmungen zeigen Fig. 84 und 85, und stellt namentlich Fig. 84 vom Embryo eines Hundes den höchsten Grad der Krümmungen dar, der überhaupt erreicht wird. Bezeichnet man die Achse dieses Embryo mit Linien, so ergibt sich, dass die Achse des Rückens ungefähr unter einem rechten Winkel in die des hinteren Kopfteiles und dieser wiederum in derselben Weise in den vorderen Kopfabschnitt übergeht. Ferner findet sich eine starke Biegung zwischen der Hals- und Brustgegend und eine zweite solche in der Höhe der hinteren Extremität, die Schwanzkrümmung. Die Gesamtkrümmung ist so, dass das vordere und hintere Leibesende einander sehr nahe liegen und eine ziemlich geschlossene Bucht umfassen, in welcher, von den ebenfalls weiter entwickelten seitlichen (und vorderen) Leibeswänden umschlossen, das Herz, die Anlage der Leber und der sich entwickelnde Darmkanal ihre Lage haben, während aus ihr der Stiel der Allantois, der Urachus, und der Dottergang (*r*) heraustreten. Etwas weniger entwickelt, d. h. zurückgebildet, erscheinen diese Krümmungen bei dem älteren Rindsembryo Fig. 85, jedoch immer noch deutlich genug.

Zu der beschriebenen Kopf- und Schwanzkrümmung gesellt sich nun noch eine **Drehung des Embryo um seine Längsachse**, die in einer bestimmten Zeit sehr ausgeprägt ist (Fig. 83 dieses Werkes und Fig. 178 meiner Entwickelungsgeschichte).

Spiral-, Kopf- und Schwanzkrümmung erhalten sich, nachdem sie vollkommen ausgebildet sind, noch eine gewisse Zeit, dann aber streckt sich der Embryo wieder, verliert zuerst die spiralige Drehung und endlich auch die um die Querachse, obschon die letztere noch lange Zeit angedeutet bleibt.

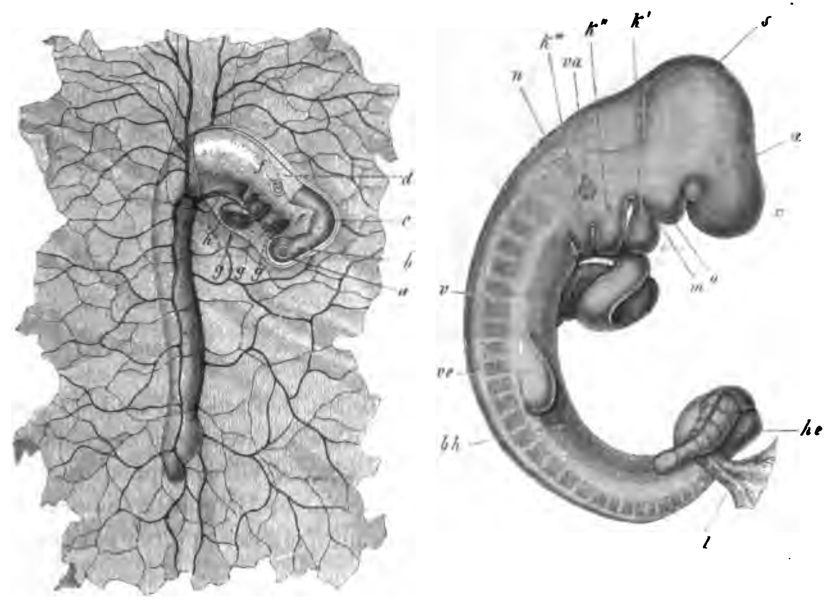


Fig. 82. Fig. 83.

Fig. 82. Embryo eines Hundes mit vollkommen gebildetem, aber dicht anliegendem Amnion, noch ohne Allantois mit angrenzenden Teilen des Dottersackes in der Seitenansicht, etwa 10mal vergr. Nach Bischoff. Der Embryo ist mit seinem Kopfe wie in den Dottersack eingestülpt, d. h. in einer Einsenkung desselben gelegen. *a* Vorderhirn; *b* Zwischenhirn; *c* Mittelhirn; *d* dritte primitive Hirnblase; *e* Auge; *f* Gehörbläschen; *ggg* Kiemenbogen; *h* Herz. Am Bauche sieht man die Ränder des rinnenförmig ausgehöhlten Leibes.

Fig. 83. Kaninchenembryo von 10 Tagen nach Entfernung des Amnion, der Allantois und der Keimblase und mit bloßgelegtem Herzen, 12mal vergr. *v* Vorderkopf; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k' k'' k'''* erster, zweiter, dritter Kiemenbogen; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens. Von Kiemenfurchen sind drei sichtbar. Die vierte, ebenfalls vorhandene war mit der Lupe nicht zu erkennen; *v* Herzkammer, davor der *Bulbus aortae*, dahinter das Atrium; *ve* vordere Extremität; *he* hintere Extremität; *m* Mundgegend; *va* Gehörorgan; *bh* primitive Bauchhaut, dorsalwärts die Visceralplatte; *n* Nackenhöcker, Gegend des vierten Ventrikels.

Was nun die Ursachen dieser Krümmungen im allgemeinen anlangt, so werden dieselben unstreitig dadurch bedingt, dass der Rücken und vor allem das zentrale Nervensystem, von denen wir schon früher ge-



Fig. 84.

sehen haben, dass sie vor allen andern Teilen sich anlegen und weiterbilden, mehr als die Teile der Bauchseite wachsen, wodurch der Embryo notwendigerweise nach dem Rücken zu konvex wird. Später rücken dann diese Teile im Wachstume langsamer vor und beginnen die Organe der Ventralseite sich zu entwickeln, worauf dann der Embryo gewissermaßen sich aufrollt.

Hals.

Kiemenfurchen und Kiemenbogen.

Oberkieferfortsatz.

Während die beschriebenen Veränderungen in der Stellung des Leibes vor sich gehen, entwickelt sich nicht nur der Kopf immer mehr, sondern es bildet sich allmählich auch der Hals aus und zwar in ganz gleicher Weise wie beim Hühnchen (Fig. 86, 87). Es bilden sich nämlich auch beim Säugetiere am Halse *Kiemenfurchen* und *Kiemenbogen*. Deutlich sind drei Kiemenbogen. Der erste begrenzt die Mundöffnung und zerfällt deutlich in einen kürzeren *Oberkieferfortsatz* *o*, welcher an die untere Fläche des Vorderkopfes sich anlegt, und in

Fig. 84. Embryo eines Hundes von 25 Tagen, 5mal vergr. Nach Bischoff. *a* Vorderhirn; *b* Zwischenhirn; *c* Mittelhirn; *d* dritte Hirnblase; *e* Auge; *f* Gehörbläschen; *g* Unterkieferfortsatz; *h* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens, zwischen beiden derMund; *i* zweiter Kiemenbogen, davor die erste Kiemenfurche; *k* rechtes Herzohr; *l* rechte, *m* linke Kammer; *n* Aorta; *o* Herzbeutel; *p* Leber; *q* Darm; *r* Dottergang mit den *Vasa omphalo-mesenterica;* *s* Dottersack; *t* Allantois; *u* Amnion; *v* vordere, *x* hintere Extremität; *z* Riechgrube.

Unterkieferfortsatz.

einen längeren Unterkieferfortsatz *u*, der einen provisorischen Unterkiefer darstellt, jedoch anfangs vorn kolbig angeschwollen endet und mit der andern Seite nicht zusammenhängt.

Mundöffnung.

Zwischen diesen Teilen findet sich die primitive große Mundöffnung *m* von rautenförmiger Gestalt, an deren Stelle während der Ausbildung der Kiemenbogen erst eine dünne Haut, die Rachenhaut, sich findet (Fig. 107 *r*), die dann später vergeht. Zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen findet sich die erste Kiemenfurche, die auch bei Säugetieren sehr gut ausgeprägt ist (Fig. 82 bis 84). Ebenso ist auch der zweite Kiemenbogen stark entwickelt und vorn ebenfalls abgerundet (Fig. 85, *k''*), wogegen der dritte Bogen (Fig. 82, 85 *k'''*) erheblich kürzer ist und ein vierter Bogen als besonders abgegrenztes Gebilde bei Säugetieren sich nicht nachweisen lässt. Dagegen sind eine dritte (Fig. 82) und vierte Kiemenfurche auch beim Kaninchen ganz deutlich, nur kleiner als die vorderen Furchen.

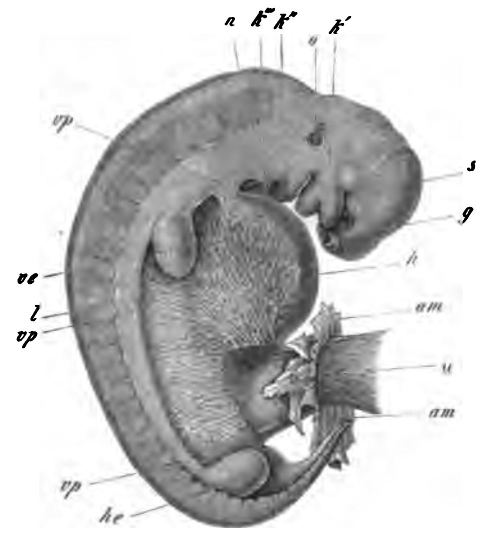


Fig. 85.

Alle Kiemenbogen entstehen in der primitiven Schlundwand als Wucherungen, die von den Seitenteilen der Schädelbasis nach der Bauchseite zu wachsen, und sind die Homologa der am Rumpfe vorkommenden Bauchplatten.

Höhere Sinnesorgane.

Die höheren Sinnesorgane treten, was ihre äußere Erscheinung anlangt, beim Kaninchen wesentlich in derselben Weise auf wie beim Hühnchen, und verweise ich daher mit Bezug auf diese Organe auf die im zweiten Hauptabschnitte folgenden speziellen Schilderungen.

Fig. 85. Embryo eines Rindes, 5mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k'* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k'' k'''* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenfurchen sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *n* Nasenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauchplatten; *ve* vordere Extremität; *l* Lebergegend; *am* Reste des Amnion; *h* Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch größtenteils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefäßramifikationen sich finden.

Letzte Ausbildung des Rumpfes.

Nach Besprechung des Kopfes und Halses gehe ich zur Darlegung der Gestaltungen des Rumpfes in späteren Zeiten. Bei dem ältesten der früher beschriebenen Embryonen (Fig. 81) war der Körper in der Mitte noch lange nicht geschlossen, und stellte sowohl die Darm-

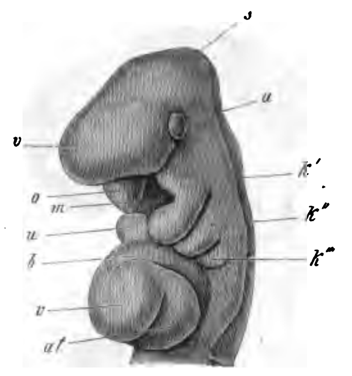


Fig. 86.

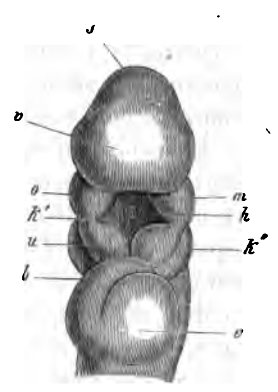


Fig. 87.

anlage als der eigentliche Leib in dieser Gegend eine weit offene Halbrinne dar, von denen die erstere in die tieferen Lagen des Blastoderms, die letztere in das Amnion überging; ebenso fehlte auch jede Spur von Extremitäten. Diese Verhältnisse ändern sich jedoch rasch, und findet man schon am Ende des 10. und vor allem am 11. Tage die seitlichen und ventralen Teile mehr ausgebildet und die Gliedmaßen im Hervorsprossen begriffen (Fig. 83—87). Auch bei Säugetieren schließt sich der Leib an seiner Bauchseite anfänglich durch eine dünne Haut, die

Untere Vereinigungshaut.

untere Vereinigungshaut (Rathke), welche aus der Hautplatte und aus dem Hornblatte besteht, die in einem früheren Stadium in Fig. 84, in einem späteren in Fig. 85 dargestellt ist. In diese primitive Bauchwand bilden sich dann später die schon beim Hühnchen geschilderten Produktionen der Urwirbel, der Muskelplatten und der Spinal-

Bauchplatten.

nerven oder die sogenannten Bauch- oder Visceralplatten hinein, welche in Fig. 85 bei *vp* mit scharfer Begrenzung durch die Leibeswand durchschimmern und auch in Fig. 83 deutlich sind, Bildungen, welche nach und nach immer weiter gegen die ventrale Mittellinie vorrücken und schließlich, nachdem dieselben hier zur Vereinigung gekommen sind, die bleibende Bauchwand erzeugen.

Fig. 86. Kopf des Embryo Fig. 82, halb von der Seite.

Fig. 87. Derselbe Kopf von vorn und unten. Beide 12mal vergr. *v* Vorderkopf mit dem Vorderhirn; *a* Auge; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k'* erster Kiemenbogen, *o*, *u* dessen Ober- und Unterkieferfortsatz; *m* Mundöffnung; *h* Hypophysistasche; *k'' k'''* 2., 3. Kiemenbogen; *b* *Bulbus aortae;* *v* Kammer; *a t* Vorhof des Herzens.

Ebenso wie der Leib schließt sich auch der Darm und schnürt sich von den tieferen Lagen der Keimblase ab, welche dadurch zum Dottersacke werden, wie Fig. 84 dies darstellt.

Verschluss des Darmes. Dottersack.

Von den Extremitäten endlich, die in fast allen in diesem Paragraphen gegebenen Figuren sichtbar sind, ist nur zu bemerken, dass sie in frühen Stadien in allen Beziehungen mit denen des Hühnchens vollkommen stimmen.

Extremitäten.

Ich wende mich nun zur Besprechung des Verhaltens der Eihüllen des Kaninchens und der Säugetiere überhaupt in frühen Zeiten und gebe an der Hand der Fig. 88 eine übersichtliche Schilderung, die für die späteren Zustände mehr an den Menschen sich hält.

Eihüllen der Säuger.

Fig. 1 stellt eine doppeltblätterige Keimblase dar, an welcher in der Gegend der Embryonalanlage *a* auch ein mittleres Keimblatt *m* sich findet, welches mit einem dünneren Teile *m'* über den Bereich des Embryo hinausreicht und eine *Area opaca s. vasculosa* erzeugt. Die Figur würde etwa dem Stadium entsprechen, welches im Flächenbilde durch Fig. 74 versinnlicht worden ist. In 2 ist der Embryo schon entwickelter mit angelegtem Vorderdarm und Hinterdarm und Herz und zeigt von Eihüllen einmal das in der Bildung begriffene Amnion mit der Kopfscheide *ks* und der Schwanzscheide *ss*, welches außer dem Ektoderm auch eine vom mittleren Keimblatte abstammende Lage besitzt, die mit der Hautplatte des Embryo zusammenhängt. Durch die Entstehung der Amnionfalte ist der Gefäße führende Teil des mittleren Keimblattes oder die Darmfaserplatte *m'* außer Berührung mit dem Ektoderm und der Hautplatte gesetzt und stellt nun, dem inneren Blatte der Keimblase oder dem Entoderm folgend, mit demselben eine teilweise gefäßhaltige Blase dar, die nichts anderes ist als die Anlage des Dottersackes, der durch einen weiten und kurzen Gang *dg*, den Dottergang (*Ductus vitello-intestinalis s. omphalo-mesentericus*), mit dem noch weit offenen Darmkanale *dd* in Verbindung steht. Figur 3 zeigt das Amnion geschlossen, jedoch mit noch bestehender Amnionnaht *an*, und lässt erkennen, dass die oberflächliche Lamelle oder Amnionfalte samt dem übrigen Teile des Ektoderms oder der äußeren Lamelle der Keimblase, sowie die Amnionnaht sich löst, eine besondere blasenförmige äußere Eihülle darstellt (*sh*) welche nichts anderes ist als die seröse Hülle v. Baers, an welcher die frühere, von der Hautplatte stammende Lage in der Gegend des Amnion nicht dargestellt ist. Ferner ist in diesem Stadium der Dottersack weiter vom Darme abgeschnürt, der Dottergang länger und enger und die vom mittleren Keimblatte abstammende Gefäßlage desselben, deren Gefäße mit einer Randvene *st* sich begrenzen, ausgebreiteter. Als vollständiges Novum ist nun auch die Allantois

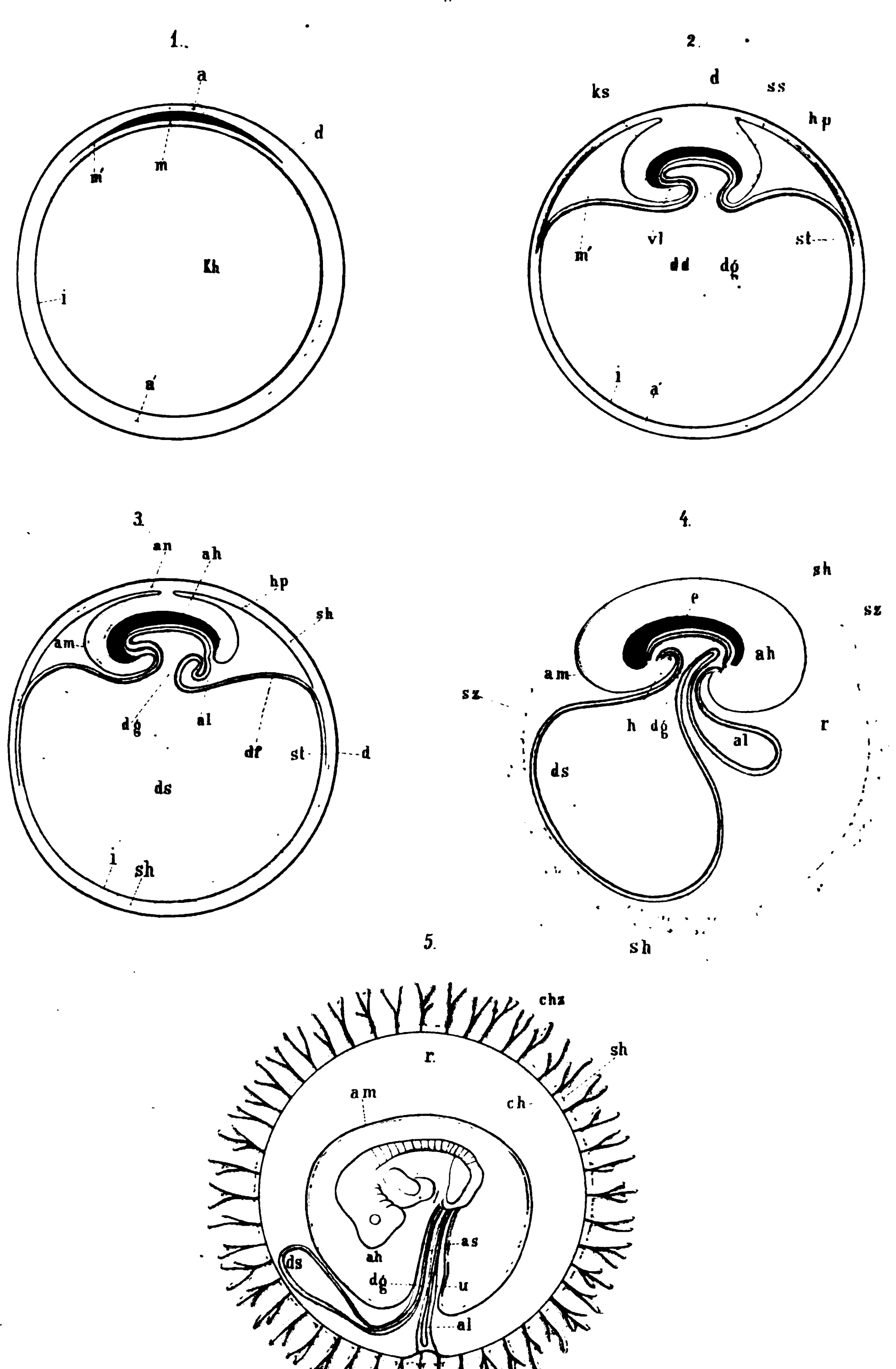
(*al*) erschienen, ein hohles, mit dem Hinterdarm verbundenes Gebilde, ausgekleidet vom Darmepithel und umhüllt von einer Fortsetzung der Darmfaserplatte, welche in den Raum *r* zwischen Amnion, seröser Hülle und Dottersack hineinragt. In 1, 2 und 3 ist als äußerste Hülle der Eier die *Zona pellucida* dargestellt, welche später schwindet.

In 4 ist der Dottersack relativ kleiner und die Allantois größer geworden. Im Amnion beginnt *Liquor amnii* sich anzusammeln, und an der serösen Hülle *sh*, einer einfachen epithelialen Zellenhaut, sind hohle Zöttchen *sz* aufgetreten, wodurch diese Haut zur primitiven Zottenhaut, *Chorion primitivum*, wird. In diese Zöttchen bilden sich später Gefäße von der Allantois hinein, wodurch dann das bleibende Chorion, *Chorion secundarium s. verum ch.*, entsteht. Die Allantois nämlich legt sich, größer geworden, an die seröse Hülle an und bildet sich mit

Fig. 88. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwickelung der fötalen Eihüllen, in denen in allen mit Ausnahme der letzten der Embryo im Längsschnitte dargestellt ist. 1. Ei mit *Zona pellucida*, Keimblase, Fruchthof- und Embryonalanlage. 2. Ei mit in Bildung begriffenem Dottersacke und Amnion. 3. Ei mit sich schließendem Amnion, hervorsprossender Allantois. 4. Ei mit zottentragender seröser Hülle, größerer Allantois, Embryo mit Mund- und Anusöffnung. 5. Ei, bei dem die Gefäßschicht der Allantois sich rings an die seröse Hülle angelegt hat und in die Zotten derselben hineingewachsen ist, wodurch das echte Chorion entsteht. Nabelstrang angelegt. Dottersack verkümmert, Amnionhöhle im Zunehmen begriffen. Ektoderm gelb, Darmfaserplatte und Gefäßschicht der Allantois und des Dottersackes roth, Entoderm grün; schwarz ist die Zona pellucida in Fig. 1—3, ferner in Fig. 1 das ganze mittlere Keimblatt, in Fig. 2, 3 und 4 die Hautplatte des Amnion und in Fig. 2 bis 5 das Mesoderm im Bereiche des Embryo mit Ausnahme der Darmfaserplatte und des Herzens.

d Dotterhaut; *sh* seröse Hülle; *sz* Zotten der serösen Hülle; *ch* Chorion (Gefäßschicht der Allantois); *chz* Chorionzotten (aus den Fortsätzen des Chorion und dem Überzuge der serösen Hülle bestehend); *am* Amnion; *ks* Kopfscheide des Amnion; *ss* Schwanzscheide des Amnion, beide aus der Hautplatte und dem Ektoderm bestehend; *an* Naht des Amnion; *ah* Amnionhöhle; *as* Scheide des Amnion für den Nabelstrang; *a* der Embryonalanlage angehörende Verdickung im äußeren Blatte der Keimblase *a'*; *m* der Embryonalanlage angehörende Verdickung im mittleren Blatte der Keimblase *m'*, das anfänglich nur so weit reicht als der Fruchthof und später die Gefäßschicht des Dottersackes *df* darstellt, die mit der Darmfaserplatte zusammenhängt; *st Sinus terminalis*; *dd* vom Entoderm ausgekleidete Darmanlage, entstanden aus einem Teile von *i*, dem inneren Blatte der Keimblase (späterem Epithel des Dottersackes); *kh* Höhle der Keimblase, die später zu *ds*, der Höhle des Dottersackes wird; *dg* Dottergang; *al* Allantois; *e* Embryo; *r* ursprünglicher Raum zwischen Amnion und Chorion, mit eiweißreicher Flüssigkeit erfüllt; *vl* vordere Leibeswand in der Herzgegend; *h* Herz; *as* Amnionscheide des Nabelstranges. — In Fig. 2 und 3 ist der Deutlichkeit wegen das Amnion zu weit abstehend gezeichnet. Ebenso ist die Herzhöhle überall zu klein gezeichnet und auch sonst manches, wie bes. der Leib des Embryo, mit Ausnahme der Fig. 5 nur schematisch versinnlicht.

Fig. 88.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. J. G. Bach

ihrem inneren, vom Entoderm abstammenden Teile nicht weiter aus, während die äußere gefäßhaltige Lage längs der ganzen inneren Oberfläche der serösen Hülle sich ausbreitet und mit derselben verschmilzt. Während dies geschieht, wird der Dottersack relativ immer kleiner, wogegen das Amnion, mit Flüssigkeit sich füllend, endlich dem *Chorion verum* sich anlegt und zugleich eine Hülle um die Allantois-Gefässe (die Nabelgefäße) und um den Dottergang und seine Gefäße herum bildet, welche Teile zusammen den Nabelstrang darstellen.

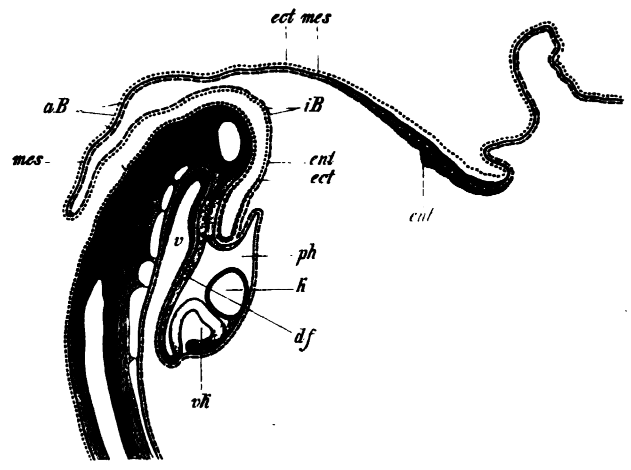


Fig. 89 A.

Anmerkung. In dieser Darstellung der Entwickelung der Eihüllen ist dem Umstande nicht Rechnung getragen, dass die Kopfscheide des Amnion, ebensowie nach REMAK, HIS und mir beim Hühnchen, auch beim Säugetiere (s. Entw., 2. Aufl., Fig. 218) nicht aus der Hautplatte und dem Ektoderm, sondern nur aus dem letzteren besteht. Mit dieser Ektodermlage ist zur Zeit des noch offenen Amnion eine Entodermlage innig verbunden (s. Fig. 109), die man als Kopfkappe zu bezeichnen pflegt, obschon dieselbe auch von der allgemeinen Leibeskappe abweicht, die (s. Fig. 47) aus der Darmfaserplatte und dem Entoderm besteht. Wie diese Verhältnisse am Kopfe später sich ändern, ist um so schwieriger zu sagen, da ich auch vor längerer Zeit schon gefunden habe, dass das äußere Blatt der Kopfscheide oder Kopfkappe um diese Zeit eine Mesodermlage enthält, die sowohl an Längsschnitten (Fig. 89 A) als an Querschnitten sich erkennen lässt. Besonders auffallend erscheinen Schnitte der letzten Art (Fig. 89 B), da an denselben 1) ein geschlossenes Amnion vorhanden zu sein scheint, das aus Ektoderm und Entoderm be-

Fig. 89 *A*. Längsschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 9 Tagen 3 Stunden, geringe Vergr. *B* Querschnitt durch den Kopf eines ebensolchen Embryo von 9 Tagen, stärker vergr. *ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm; *df* Darmfaserplatte; *v* Vorderdarm; *ph* Parietalhöhle; *k* Kammer; *vk* Vorkammer; *ah* äußere Herzhaut (Darmfaserplatte); *ih* innere Herzhaut (Endothel). Im Querschnitte bedeuten: *Am* das primitive Amnion; *SH* die primitive seröse Hülle, denen im Längsschnitte entsprechen: *iB* das innere Blatt der Kopfkappe und *aB* das äußere Blatt derselben. Zu Fig. 89 *A* gehört als hinteres Ende Fig. 101, und ein ganzer Längsschnitt findet sich in einer halbschematischen Figur bei den menschlichen Eihüllen (Fig. 126 A).

steht, und 2) eine seröse Hülle, die alle drei Keimblätter zeigt. Dass diese Zustände keine bleibenden sind, ist wohl sicher und vermute ich, einmal dass später das Mesoderm aus dem äußeren Blatte der Kopfkappe in das innere Blatt einwuchert, von welcher Wucherung auch deutliche Anzeichen in dem vereinzelten Vorkommen von Gefäßen in dem inneren oder Amnionblatte derselben zu sehen sind, und zweitens dass nach und nach das Entoderm aus der Kopfscheide sich herauszieht, um zur Wand des Dottersackes sich zu gestalten. Ob hierbei eine Spaltung des eingewachsenen Mesoderms in Haut- und Darmfaserplatte statthat und so vielleicht die Kopfscheide des Amnion auch eine Mesodermlage erhält, bleibt noch zu untersuchen. — Ganz ähnliche Verhältnisse der Kopfscheide scheinen STRAHL und HOFFMANN bei Reptilien beobachtet zu haben, doch deutet der letztgenannte Autor dieselben in einer mir unverständlichen Weise.

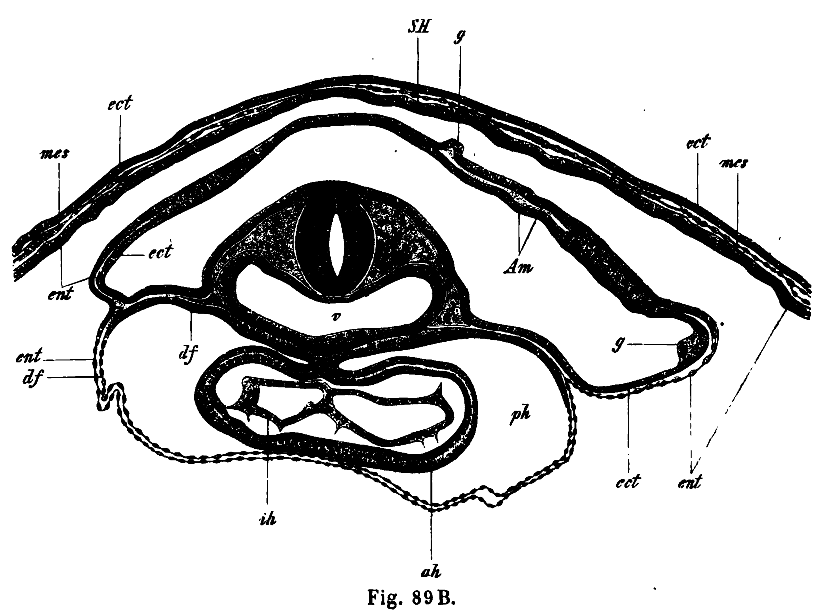


Fig. 89 B.

Kreislauf im Fruchthofe.

Zum Schlusse gebe ich nun nach BISCHOFF noch ein Bild des ersten Kreislaufes im Fruchthofe des Kaninchens Fig. 90, welcher in vielem mit demjenigen des Hühnchens übereinstimmt, nur dass die Symmetrie beider Seiten größer ist als dort und sich an der Stelle zweier *Arteriae omphalo-mesentericae* viele Paare kleiner Arterien finden, die von den *Aortae descendentes* seitlich in den Fruchthof treten. Ferner enthält hier der Fruchthof im größeren Teile seines Umfanges zweierlei Gefäßnetze, ein oberflächliches arterielles und ein tiefer gelegenes Venennetz.

Erste Entstehung der Gefäße.

Die ersten Spuren der Gefäßbildung fand ich bei Kaninchenembryonen vom 8. Tage mit Rückenfurche und Primitivstreifen, aber noch ohne Urwirbel und deutliche Herzanlagen. Hier waren am Rande des Fruchthofes einige Gefäßanlagen deutlich, vor allem die Anlage der

Randvene selbst, und hier und da auch noch ein Gefäß an der Seite derselben, und stellten sich diese einfach als Verdickungen des Mesoderms dar, die aus rundlichen Zellen bestanden, während die Elemente der angrenzenden Teile dieser Keimschicht mehr abgeplattet waren. Von der Fläche erschienen diese Gebilde als dunkle Zellenstränge ohne jegliche

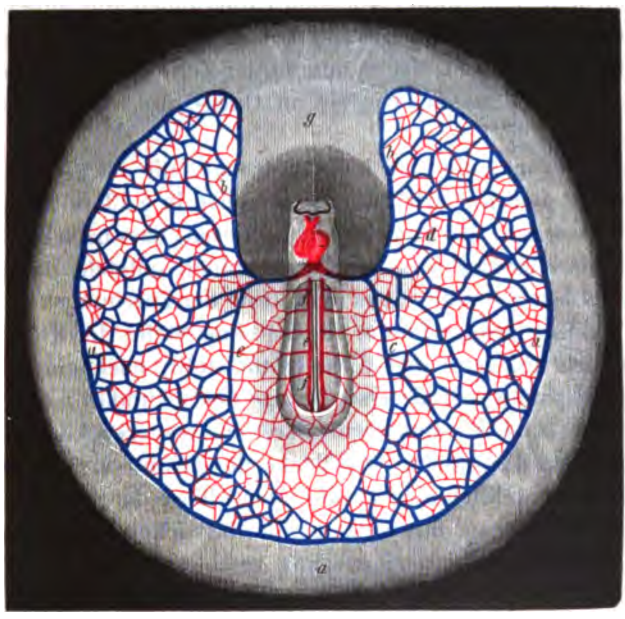


Fig. 90.

schärfere Begrenzung, die netzförmig untereinander zusammenhingen. Bei etwas älteren Embryonen mit 3—4 Urwirbeln erschienen diese Stränge zum Teil schon hohl als wirkliche Gefäße mit deutlicher Wand, zum Teil noch ebenso wie früher als solide Zellenstränge, und noch später waren alle Stränge verschwunden und überall im Fruchthofe gut begrenzte Gefäße mit roten kernhaltigen Blutzellen vorhanden, deren Bau vollkommen derselbe war wie beim Hühnchen. — Aus diesen Daten geht mit Sicherheit hervor, dass die ersten Gefäße und das erste Blut beim Kaninchen ebenso sich bilden wie bei den Vögeln.

Fig. 90. Fruchthof eines Kaninchens mit Embryo von der Bauchseite, von 4 Par. Linien Durchmesser mit vollkommen entwickeltem ersten Gefäßsysteme. Nach Bischoff, etwas verkl. *a Vena* oder *Sinus terminalis; b Vena omphalo-mesenterica;* c starker hinterer Ast derselben; *d* Herz, schon *S*-förmig gebogen; *e* primitive Aorten oder *Arteriae vertebrales posteriores; ff Art. omphalo-mesentericae; g* primitive Augenblasen. Man sieht das feinere oberflächliche (nach außen gelegene), mehr arterielle (rothe) und das stärkere tiefe, mehr venöse (blaue) Gefäßnetz im Fruchthof.

§ 16.

Innere Gestaltungen beim Kaninchenembryo. Keimblätter. Primitivorgane.

Nachdem in den vorhergehenden Paragraphen die äußeren Formverhältnisse junger Kaninchenembryonen in allen wesentlichen Punkten geschildert worden sind, ist es nun an der Zeit, auch die inneren Vorgänge ins Auge zu fassen, wie sie an Quer- und Längsschnitten sich ergeben.

Keimblätter. Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, die nach der Zahl und Entstehung der Keimblätter, ist schon in § 13 im wesentlichen beantwortet worden. Dort wurde nachgewiesen, dass nach der Furchung in erster Linie ein primitives äußeres Keimblatt entsteht und die sogenannte Keimblase darstellt. Aus dem Reste der Furchungskugeln bildet sich eine scheibenförmige Platte, die an einer Stelle der Keimblase von innen her sich anlagert, und diese Platte stellt, nachdem sie in zwei Lagen sich gespalten hat, die erste Anlage des sekundären oder bleibenden Ektoderms und des Entoderms dar. Im weiteren Verlaufe wächst das Entoderm an der inneren Oberfläche der primitiven Keimblase herum und stellt schließlich eine zweite innere Blase dar, so dass das vollgebildete Primitivorgan, mit welchem die Entwickelung des Kaninchens beginnt, eine doppeltblätterige, ganz geschlossene Blase ist, die an der Stelle, wo das bleibende Ektoderm liegt, dreiblätterig ist, welcher Zustand jedoch nicht lange andauert, da hier das primitive Ektoderm oder die Raubersche Lage bald verschwindet. Bevor jedoch diese Doppelblase ganz vollendet ist, hat auch schon die Entwickelung des mittleren Keimblattes begonnen, die wesentlich in derselben Weise wie beim Hühnchen sich macht und mit dem ersten Auftreten des Embryo in innigstem Zusammenhange steht.

Entstehung des Mesoderms. Die kreisförmige Stelle, an welcher zuerst das sekundäre Ektoderm auftritt, stellt auch die erste Spur des Kaninchenembryo dar und heißt daher Embryonalfleck oder Embryonalanlage. Die Elemente dieser Lage gestalten sich sofort nach ihrer Differenzierung zu cylindrischen Zellen und unterscheiden sich dadurch sehr wesentlich von den peripherisch an sie angrenzenden platten Zellen des primitiven Ektoderms. Im weiteren Verlaufe nun dehnt sich die Embryonalanlage mit ihren cylindrischen Zellen immer weiter aus und wird, wie wir oben sahen, birnförmig, welche Vergrößerung entweder durch selbständige Wucherung des sekundären Ektoderms oder durch Anfügung von Elementen des primitiven Ektoderms statthat. Sowie nun auf der birnförmigen

Embryonalanlage der Primitivstreifen hervortritt, beginnen die Zellen des bleibenden Ektoderms in der oben angegebenen Weise in die Tiefe zu wuchern und stellen eben dadurch den Primitivstreifen dar, wie dies

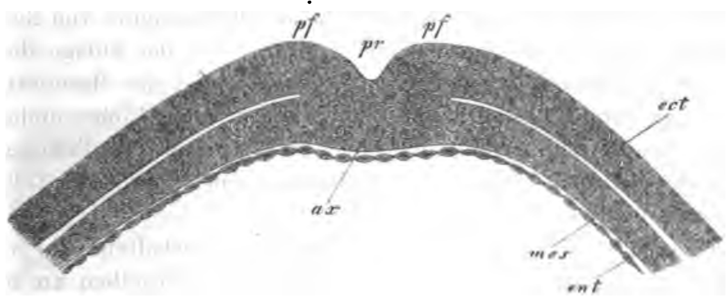


Fig. 91.

Fig. 72 und 91 erkennen lassen. Diese Wucherung des äußeren Keimblattes ist, wie beim Hühnchen, nichts anderes als die erste Anlage des Mesoderms, dessen eigentümliche Weiterentwickelung schon oben geschildert wurde. In diesem Blatte oder dem Mesoderm entwickeln sich die ersten Gefäße, und bezeichnet die Größe

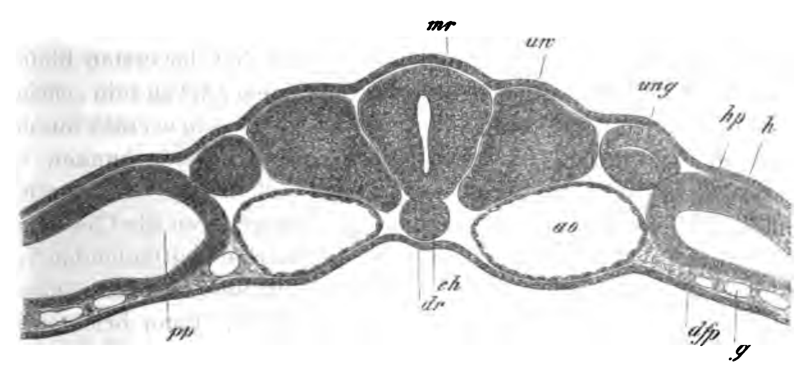


Fig. 92.

Fig. 91. Primitivstreifen oder Achsenplatte eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 9 Stunden, der noch keine Rückenfurche und keine Urwirbel besaß, quer durchschnitten. Vergr. 220mal. *ax* Primitivstreifen oder Achsenplatte; *pr* Primitivrinne; *pf* Primitivfalten; *ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm.

Fig. 92. Querschnitt durch die mittlere Rumpfgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. Vergr. 158mal. *dr* Darmrinne, von Entoderm ausgekleidet; *ch* Chorda; *ao Aortae descendentes; uw* Urwirbel mit Höhle; *mr* Medullarrohr; *ung* Urnierengang; *dfb* Darmfaserplatte; *g* Gefäße in den tieferen Teilen dieser Platte; *hp* Hautplatte; *h* Hornblatt; *pp* Peritonealhöhle.

des Gefäßhofes oder der *Area opaca* auch diejenige des mittleren Keimblattes, welcher Gefäßhof anfänglich als schmaler Saum den Embryo umgibt und zuletzt die innere Lamelle der Keimblase ganz umwuchert und mit ihr den Dottersack bildet. (Vergl. in betreff des speziellen Verhaltens des Dottersackes des Kaninchens die Monographie von BISCHOFF und meine Entwickelungsgeschichte, 2. Aufl.) Vor der Anlage der Gefäße an Fruchthöfen, wie sie Fig. 74 darstellt, ist das Mesoderm am Rande ganz dünn und überhaupt nur im Bereiche der Embryonalanlage dicker. Später jedoch zeigt der Rand eine wulstige Verdickung, die Anlage des *Sinus terminalis*, und gewinnen die peripherischen Teile des Mesoderms überhaupt an Mächtigkeit.

Entstehung der Primitivorgane.

Ich wende mich nun zur Darstellung des Verhaltens der ersten Organbildungen an Querschnitten und glaube ich dieselben am besten klar machen zu können, wenn ich von einem etwas älteren Embryo ausgehe, bei welchem die Primitivorgane schon alle angelegt sind. Fig. 92 zeigt einen Querschnitt durch die Urwirbelgegend eines Embryo von 9 Tagen und 2 Stunden, welcher keinerlei Leibeskrümmung besaß, und lehrt, dass in diesem Stadium, abgesehen von den Größenverhältnissen, die Verhältnisse der Säugetierembryonen denen des Hühnchens so ähnlich sind, dass eine weitere Besprechung des Bildes ganz überflüssig erscheint.

Geht man von diesem Stadium rückwärts, so bleiben anfangs die Bilder leicht verständlich, dann aber treten zur Zeit der ersten Bildung der Rückenfurche Gestaltungen auf, die ganz eigener Art zu sein scheinen und zum Glauben veranlassen könnten, dass die *Chorda dorsalis* aus dem Entoderm hervorgehe. Es haben jedoch genaue Untersuchungen von LIEBERKÜHN beim Meerschweinchen und beim Maulwurf und von mir beim Kaninchen gezeigt, dass auch bei den Säugetieren die Chorda aus dem mittleren Keimblatte entsteht. Über die hierbei stattfindenden Verhältnisse sei nur so viel erwähnt, dass die im Mesoderm entstehende Chorda zu einer gewissen Zeit eine Höhle enthält. Dann bricht diese Höhle an der Entodermseite durch und bildet die Chorda wie einen Teil des Entoderms, welches an die Ränder des nun platten Organes sich anlegt. Endlich wächst das Entoderm unter der Chorda durch und lässt dieselbe so wiederum als Bestandteil des Mesoderms erscheinen. Zur Versinnlichung dieser Vorgänge verweise ich auf Fig. 93. An älteren Kaninchenembryonen wurde eine Chordahöhle nicht mehr wahrgenommen, nichtsdestoweniger waren die Beziehungen der Chorda dieselben, in dem sie hinten als Teil des Mesoderms auftrat (Fig. 94) und weiter vor wie dem Entoderm eingeschaltet erschien (Fig. 95, 96). Die feine Linie *ent'*, die in den letzteren Figuren unter der Chorda durch-

Chordabildung.

zieht, vermag ich nach diesen neuen Erfahrungen nicht mehr mit Sicherheit als Entoderm und auch sonst nicht bestimmt zu deuten.

Die neben der Chorda sonst noch auftretenden Primitivorgane, die Medullarplatte, Urwirbel und Seitenplatten, stimmen in allen wesent-

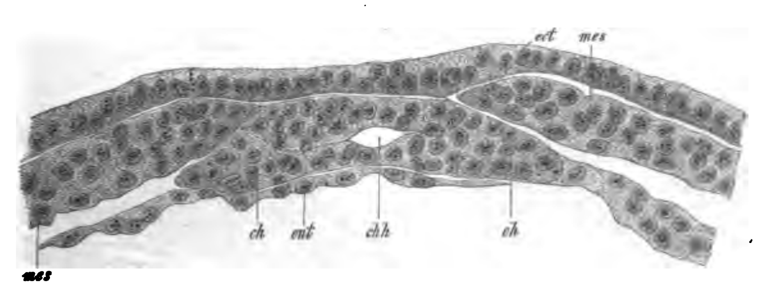


Fig. 93 A.

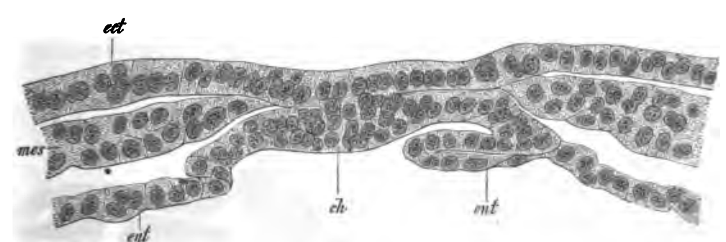


Fig. 93 B.

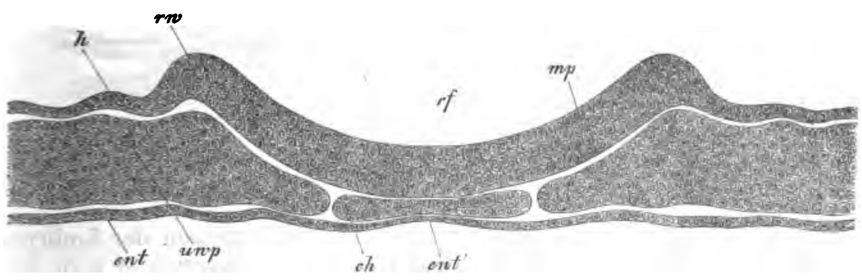


Fig. 94.

Fig. 93. Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 2,5 mm Länge mit Rückenfurche und Primitivstreifen, aber ohne Urwirbel, zur Demonstration der Chordahöhle und ihrer Eröffnung. *ect* Ektoderm; *mes* Urwirbelplatten; *ch* Chorda; *ent* Entoderm. *A.* Chorda mit einer Höhle *chh*. *B.* Chordahöhle an der ventralen Seite eröffnet und am Rande der Öffnung das Entoderm der Chordasubstanz anliegend. Stärkere Vergr.

Fig. 94. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 9 Tagen hinter den Urwirbeln, 208mal vergr. *ch* Chorda; *ent* Entoderm; *ent'* dünnere Lage desselben unter der Chorda; *uwp* Urwirbelplatten; *h* Hornblatt; *rw* Rückenwülste; *rf* Rückenfurche; *mp* Medullarplatte.

lichen Verhältnissen mit denen des Hühnchens so sehr überein, dass eine spezielle Schilderung derselben wohl unterbleiben kann. Ich verweise daher einfach auf die in diesem Paragraphen gegebenen Figuren, aus denen die erste Entstehung dieser Organe klar hervorgeht.

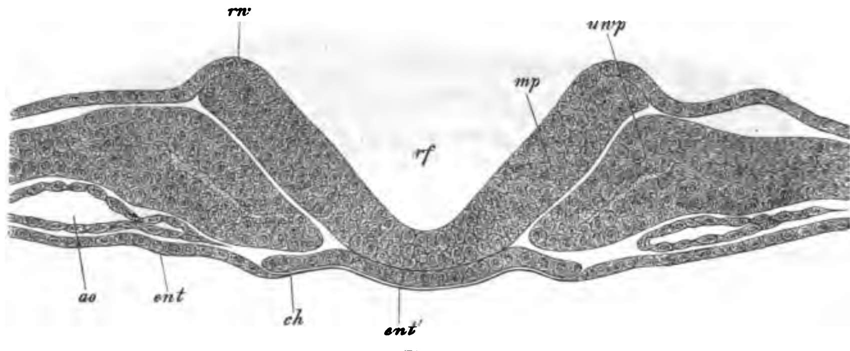


Fig. 95.

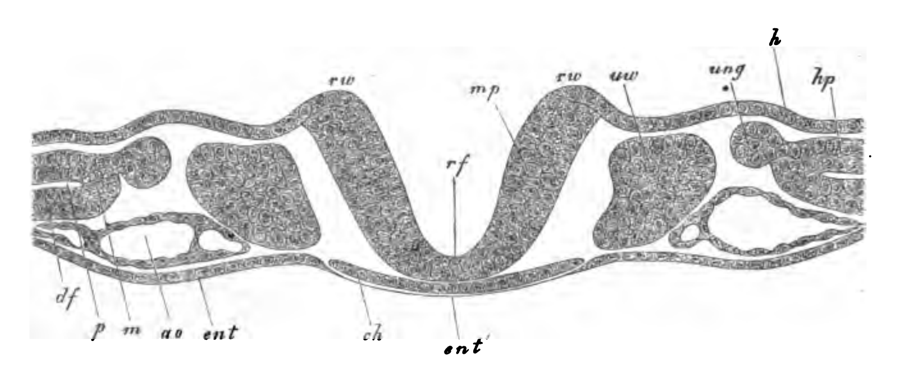


Fig. 96.

Spätere Gestaltung, Rumpf.

Behufs der Schilderung der späteren Umgestaltungen der Embryonen des Kaninchens im inneren Baue wollen wir den Rumpf und den Kopf für sich betrachten. Den ersteren anlangend, so finden wir für die mittlere Rumpfgegend, dass das schon besprochene Stadium der Fig. 92, ebenso wie es in seiner Entstehung mit den Verhältnissen beim

Fig. 95. Querschnitt durch den Kaninchenembryo der Fig. 94 nahe am letzten Urwirbel. Vergr. 283mal. Buchstaben wie dort, außerdem: *ao Aorta descendens*; *ent'* feine Grenzlinie zweifelhafter Bedeutung unter der Chorda.

Fig. 96. Querschnitt durch denselben Kaninchenembryo am letzten Urwirbel. Vergr. 222mal. Buchstaben wie früher, außerdem: *ao* Aorten; *ung* Anlage des Urnierenganges; *uw* Urwirbel; *m* Mittelplatte; *df* Darmfaserplatte; *hp* Hautplatte; *p* Peritonealhöhle.

Hühnchen übereinstimmt, so auch in seinen weiteren Umwandlungen nicht wesentlich von demselben abweicht, und zeigt Fig. 97 von einem 10 Tage alten Fötus, wie der flache Kaninchenembryo im Laufe der Entwickelung in seinen Achsenteilen an Masse zunimmt und zugleich

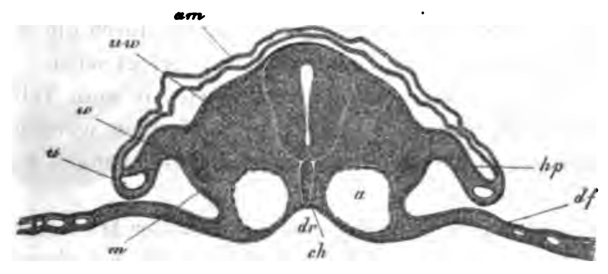


Fig. 97.

mit den Seitenteilen nach der Ventralseite sich krümmt und auch der Darm rinnenförmig sich gestaltet. Eine Vergleichung dieser Figur mit den Fig. 44 und 47 vom Hühnchen macht jede weitere Schilderung überflüssig.

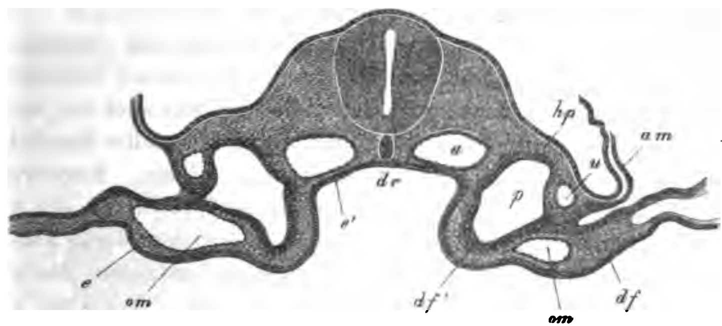


Fig. 98.

Ein weiteres Stadium desselben Embryo ist in Fig. 98 dargestellt, welche einen Schnitt dicht hinter der hinteren Darmpforte wieder-

Fig. 97. Querschnitt durch den mittleren Rumpfteil eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 81mal. *am* Amnion; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *hp* Hautplatte; *df* Darmfaserplatte; *m* Mittelplatte; *w* Wolffscher Gang; *u* *Vena umbilicalis*, im Randwulste der Hautplatte gelegen; medianwärts davon die Bauchhöhle; *a* Aorta; *dr* Darmrinne.

Fig. 98. Querschnitt durch den Rumpf des Embryo Fig. 97, dicht hinter der vorderen Darmpforte. Vergr. 81mal. Buchstaben wie bei Fig. 97. Außerdem: *df'* Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand des Vorderdarmes; *e'* Epithel des Vorderdarmes; *e* Entoderm; *om* *Vena omphalo-mesenterica*.

gibt. Derselbe zeigt die tiefe Darmrinne *dr*, die spätere vordere Darmwand bei *df'* und die seitliche Leibeswand bei *hp* mit der *Vena umbilicalis u* in dem Randwulste der Hautplatte. Dieser Randwulst ist auch mit der Darmfaserplatte *df* des Blastoderms verschmolzen, wodurch die Peritonealhöhle *p* in dieser Gegend zu einer ganz geschlossenen Höhle wird, während sie weiter hinten (Fig. 97) einfach durch die Aneinanderlagerung der Hautplatte und Darmfaserplatte verlegt wird.

Bei noch vorgerückteren Embryonen, wie sie zum Teil schon am 10., sicherer am 11. Tage der Trächtigkeit gefunden werden, sind die wesentlichsten gegen früher eingetretenen Veränderungen am mittleren Rumpfteile folgende:

Vor allem bilden sich die Achsengebilde in der Art weiter aus, dass einmal die Urwirbel in eine Muskelplatte und in den eigentlichen Urwirbel zerfallen. Letzterer umwächst dann nach und nach die Chorda von beiden Seiten her und sendet auch Verlängerungen nach oben, die das Rückenmark umhüllen (*Membrana reuniens superior*). Schon am 10. Tage fand ich bei dem Embryo Fig. 83 in der Gegend der vorderen Extremitäten die Chorda ganz von den Urwirbeln umschlossen und die Anlagen der Wirbelsäule gebildet. Die Ausläufer der Urwirbel nach oben waren bis zum Rücken herauf dick, mit Ausnahme der dorsalen Mittellinie, an welcher das Mark nur von dem sehr dünnen Hornblatte und einer ebenso dünnen Schicht des Mesoderms bedeckt war. Gut entwickelt war die Muskelplatte, die übrigens auch bei jüngeren Embryonen schon gefunden wurde, und zog sich dieselbe deutlich eine kleine Strecke weit in die Extremitätenanlage hinein. Einwärts von dieser erkannte man in gewissen Schnitten auch bestimmt die Anlage der Spinalganglien in Gestalt länglichrunder, neben dem Marke gelegener Massen an jeder Seite, von denen aus ein spitzer Ausläufer, die hintere Nervenwurzel, zum dorsalen Teile des Markes ging. Von einer vorderen Nervenwurzel war dagegen nichts wahrzunehmen.

Die Extremitätenanlagen waren so beschaffen wie junge Anlagen hinterer Extremitäten des Hühnchens und auch ebenso gelagert. Abgesehen von der wenig weit in sie hineinreichenden Muskelplatte, bestanden dieselben aus einer mächtigen Zentralmasse von gleichmäßigen rundlichen Zellen, die durch eine zarte Membran (Hensens *Membrana prima?*) gegen das bekleidende Hornblatt sich abgrenzten.

Von den Gebilden der ventralen Seite fallen besonders die große, nun einfache *Aorta descendens* in die Augen, dann die starken Urogenitalwülste an der hinteren Bauchwand mit den Urnierenanlagen und der *Vena cardinalis*, endlich der geschlossene Darm mit einem kurzen dicken Gekröse und einer mächtigen *Arterie* und einer ebensolchen

Vene in den vorderen Teilen seiner Faserwand (*Art.* und *Vena omphalo-mesenterica*). Außerdem fanden sich an der Umbiegungsstelle der seitlichen Leibeswand in die vordere Bauchwand zwei Nabelvenen, die stärker waren als die *Venae omphalo-mesentericae*.

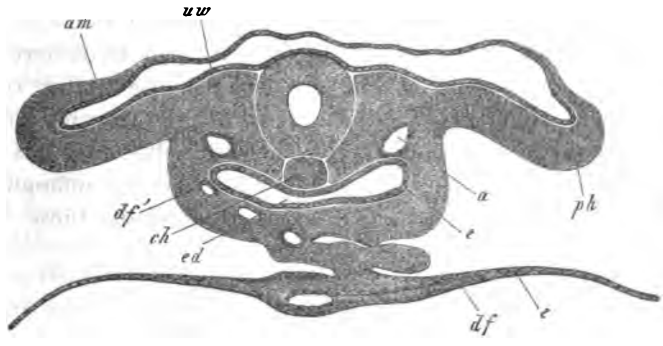


Fig. 99.

In der hinteren Rumpfgegend (Fig. 99 und 100) ist vor allem bemerkenswert die eigentümliche Stellung der seitlichen Leibeswände oder der Hautplatten *ph* und die Beschaffenheit des Amnion, dessen Hautplatte an dem an die Leibeswand angrenzenden Teile von mäch-

Hintere Rumpfgegend.

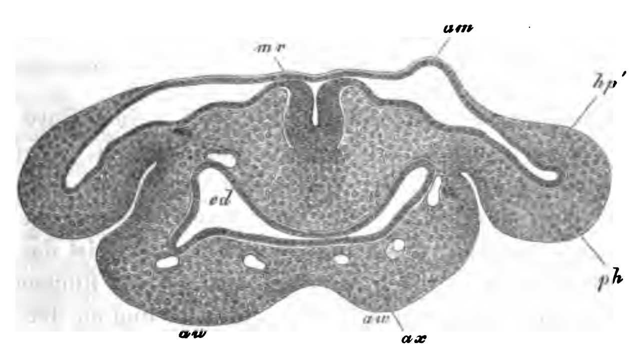


Fig. 100.

Fig. 99. Querschnitt durch die hintere Darmpforte eines Kaninchenembryo von 9 Tagen (bez. VIII). Vergr. 115mal. *uw* Urwirbel; *am* Amnion; *ph* Hautplatte der seitlichen Leibeswand; *ed* Enddarm; *e* Entoderm desselben; *df'* Darmfaserplatte der vorderen Wand des Enddarmes, mit Gefäßlücken; *a* Aorta; *df* Darmfaserplatte des Blastoderms; *e'* Entoderm desselben; *ch* Chorda.

Fig. 100. Querschnitt durch den vorderen Teil der Allantoisanlage des Embryo Fig. 98. Vergr. 115mal. Buchstaben wie dort. Außerdem: *aw* Allantoiswulst; *mr* offenes Medullarrohr; *ax* Achsenplatte; *hp'* dicke Hautplatte am Ausgangspunkte des Amnion.

tiger Dicke ist. Dickwandig und reichlich mit Gefäßen versehen ist auch die vordere Wand (*df*) des Enddarmes *ed*, während derselbe hinten einer besonderen Wand entbehrt und sein Epithel, das Entoderm (*ee*), unmittelbar an die Enden der *Aortae descendentes* (*ao*), die Urwirbel (*uw*) und die Chorda (*ch*) angrenzt. Von Urnieren und Urnierengängen war nichts zu sehen, doch sind die letzteren in vorderen Schnitten dieses Embryo vorhanden und vielleicht auch die Anlagen der ersteren da.

Allantois.

Von demselben Embryo und nur drei Schnitte weiter rückwärts stammt der Querschnitt Fig. 100, der als wichtigstes Novum einen frühen Zustand der Allantois zeigt, in welchem dieselbe, wie aus den folgenden Längsschnitten Fig. 101 und 102 hervorgeht, anfänglich einen dicken Wulst am hintersten Ende des Embryo darstellt. Diese Allantois-

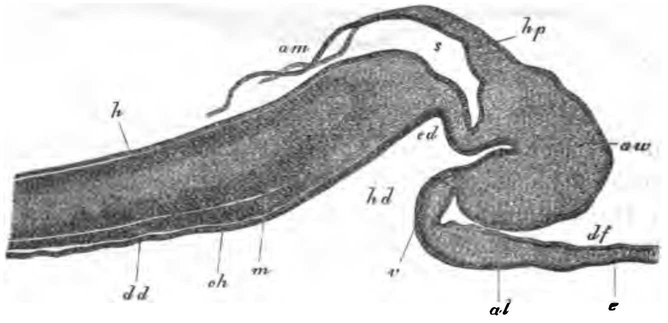


Fig. 101.

anlage ist, wie schon Flächenbilder (Fig. 173 meiner Entwickelungsgeschichte) lehren, in einem frühen Stadium doppelt, wenigstens am vorderen Ende in zwei Höcker auslaufend, und diese zeigt auch der Querschnitt ganz deutlich bei *aw*, *aw*. Bemerkenswert ist ferner an dieser Figur der Zustand der Achsengebilde. Einmal ist das Medullarrohr hier noch offen oder der primitive Zustand der Rückenfurche da, und zweitens findet sich auch keine Chorda mehr und an der Stelle derselben eine Zellenmasse, die einerseits mit den Teilen zusammenhängt, die weiter vorn die Urwirbel darstellen, anderseits aber auch ohne Grenze in die tieferen Zellen der Medullarplatte übergeht. Somit ist

Fig. 101. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 76mal. *ed* Enddarm; *hd* hintere Darmpforte; *al* Allantoishöhle; *aw* Allantoiswulst; *dd* Darmdrüsenblatt des Mitteldarmes; *ch* Chorda, in das mittlere Keimblatt auslaufend; *m* Medullarrohr, nach hinten auslaufend; *h* Hornblatt; *s* Schwanzende des Embryo; *hp* Hautplatte des Amnion *am*; *v* vordere Wand des Enddarmes, Umbiegungsstelle in das Blastoderm, das aus der Darmfaserplatte *df* und dem Entoderm *e* besteht.

hier beim Kaninchenembryo ein ähnlicher Zustand vorhanden, wie er in früheren Zeiten bei der Achsenplatte oder dem Primitivstreifen sich findet (siehe oben Fig. 91), oder, noch genauer angegeben, dasselbe Verhältnis, das der Endwulst beim Hühnchen und auch beim Kaninchen zeigt (Fig. 191 meiner Entw.-Gesch.), in welchem ebenfalls die Chorda, Medullarplatte und Urwirbelplatten in eine Zellenmasse sich vereinen.

Sehr wichtige Aufschlüsse über die Allantois des Kaninchens geben Längsschnitte, wie sie Fig. 101 und 102 darstellen. Fig. 101 zeigt, dass die Allantois in erster Linie eine Wucherung des hintersten Teiles der Parietalzone des Embryo ist, nahe an der Stelle, wo dieselbe, von der Stammzone ausgehend, den Umschlagsrand zu bilden beginnt, der zur Entstehung

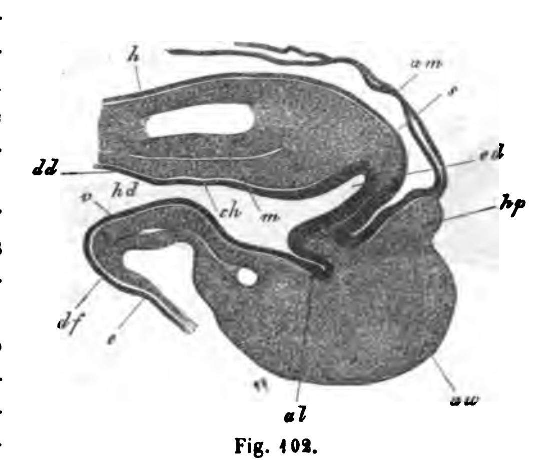


Fig. 102.

des Enddarmes und der vorderen Beckenwand führt. Diese Wucherung *aw* ist so gelagert, dass anfänglich die hintere Amnionfalte von ihr ausgeht, im weiteren Verlaufe jedoch rückt die Allantoislage mehr und mehr auf die ventrale Beckenwand über, von welchem Vorgange Fig. 102 ein Zwischenstadium zeigt. Die ganze Allantoisanlage ist eine Wucherung des Mesoderms in einer Gegend, wo die Hautplatte der Parietalhöhle am hinteren Ende des Embryo an die Darmfaserplatte angrenzt, und ließe sich somit auch der Mittelplatte am hinteren Ende des Embryo zurechnen, von welchen Verhältnissen, wenigstens was die primitiven Zustände angeht, die beim Hühnchen gegebene Fig. 48 eine gute Vorstellung gibt. Der eben angelegte Allantoiswulst *aw* enthält im Innern eine kleine Ausstülpung des Enddarmes *al* und besteht durch und durch aus Zellen, wie sie das Mesoderm charakterisiren, d. h. teils rundlichen, teils sternförmigen Elementen, zwischen denen sehr früh zahlreiche Gefäße auftreten, die bald dem ganzen Wulst einen entschieden schwammigen Charakter verleihen.

Wie die Allantoishöhle und der Allantoiswulst, die anfänglich ganz nach hinten stehen, nach und nach an die ventrale Seite der hinteren

Fig. 102. Längsschnitt des hinteren Leibesendes eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 78mal. Buchstaben wie in Fig. 101.

Leibeswand zu liegen kommen, zeigt deutlich Fig. 102, und ergibt sich zugleich, dass in dieser Beziehung die Verhältnisse beim Kaninchen ebenso sind wie beim Hühnchen.

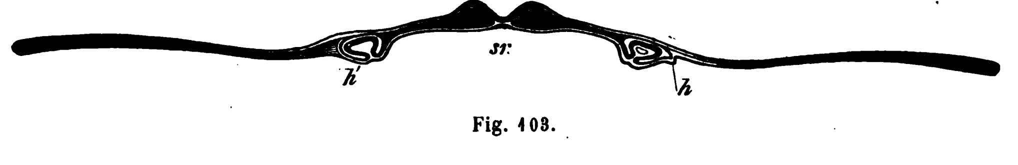


Fig. 103.

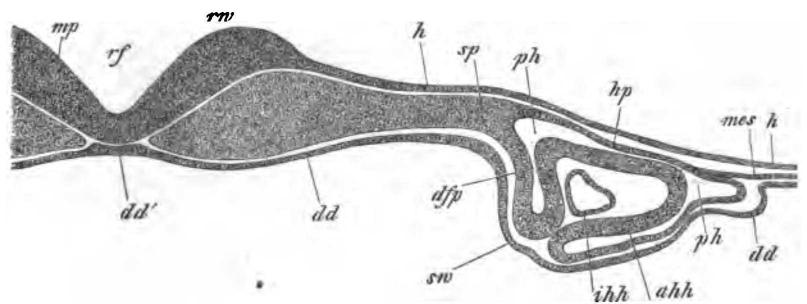


Fig. 104.

Kopf.

Zum Kopfe übergehend, ist vor allem zu bemerken, dass derselbe bei jüngeren Embryonen des Kaninchens durch die Entstehung des Herzens aus zwei getrennten, weit voneinander abstehenden Hälften ein ganz besonderes Gepräge erhält. Was schon im Flächenbilde (s. Fig. 78 und 80) so sehr auffallend schien, ergibt sich an Querschnitten noch viel fremdartiger, und verweise ich vor allem auf Fig. 103 und 104, welche Querschnitte von dem Embryo Fig. 78 stammen, zur Darlegung dieser Verhältnisse. Fig. 103 gibt eine Totalansicht der Herzgegend des Kopfes und zeigt die Stellung der beiden Herzanlagen *h* und *h'* zur mittleren Region, in welcher das Medullarrohr noch weit offen ist, deutlich. Die genaueren Beziehungen der einzelnen Teile zu einander erkennt man jedoch erst aus Fig. 104. Hier zeigt die Mitte

Entwickelung des Herzens.

Fig. 103. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden mit den angrenzenden Teilen des Blastoderms. Vergr. 48mal. *hh'* Anlagen des Herzens; *sr* Schlundrinne.

Fig. 104. Ein Teil der vorigen Figur, 152mal vergr. *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *mp* Medullarplatte, Anlage des Gehirns; *h* Hornblatt; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äußere Herzhaut *ahh*; *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr); *ph* Parietalhöhle, die das Herz umschließt; *mes* mittleres ungeteiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage; *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* scheinbare Verdickung des Darmdrüsenblattes, aus der Chorda und einem Teil des Entoderms bestehend; *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

die dicke Medullarplatte *mp* in Gestalt eines weit offenen Halbkanals (*rf*), oder die Anlage des Gehirns, an welcher die Ränder oder die Rückenwülste (*rw*) dicker sind als der Boden. Unter der Medullarplatte zeigt das Entoderm scheinbar eine Verdickung *dd*, welche nichts anderes ist als die platte Chorda. Seitlich davon und größtenteils unter der Medullarplatte gelegen finden sich die Urwirbelplatten des Kopfes und diese gehen dann ohne Abgrenzung in die Seitenplatten (*sp*) über, welche in ihrem äußeren, ungemein verdickten und abwärts gekrümmten Teile die Herzanlage tragen. Prüft man diese letztere Gegend genauer, so ergibt sich folgendes. Erstens findet sich hier innerhalb des Mesoderms eine Spalte (*ph*), die der Parietalhöhle oder primitiven Perikardialhöhle des Hühnchens entspricht, welche das Herz umschließt, mit dem großen Unterschiede jedoch, dass die Parietalhöhlen des Kaninchens anfänglich weit voneinander getrennt sind. Die Begrenzungen dieser Parietalhöhle sind einerseits eine dünne Hautplatte (*hp*) und eine dickere Darmfaserplatte (*dfp*), von welchen die letztere in eine besondere Beziehung zur Herzanlage oder dem Endothelrohre des Herzens (*ihh*) tritt, indem sie eine besondere Hülle für dasselbe, die äußere Herzhaut (*ahh*), erzeugt. Beide diese Teile müssen zusammen als Herzanlage aufgefasst werden, und da die äußere Herzhaut wie durch einen Stiel mit der Darmfaserplatte verbunden ist, so kann man auch sagen, dass jede der beiden Anlagen bereits ein *Mesocardium* besitzt, welches dem *Mesocardium posterius* des Hühnchens entspricht.

Mesocardium.

An der lateralen Seite der Parietalhöhle vereinigen sich die Hautplatte und die hier dünnere Darmfaserplatte und ziehen als ungeteiltes Mesoderm in den Fruchthof, welcher jedoch hier sehr dünn ist und erst weiter nach außen eine etwas größere Dicke annimmt. Ja in gewissen Fällen wird selbst eine Verbindung der Wände der Parietalhöhle mit dem Mesoderm des Fruchthofes ganz vermisst.

Weitere Entwickelung der primitiven Perikardialhöhlen.

Beide Parietalhöhlen der Herzgegend oder die primitiven Perikardialhöhlen stehen nach rückwärts jede mit einer der Spalten in den Seitenplatten, die die erste Andeutung der Leibeshöhlen oder des Coeloms darstellen, in unmittelbarer Verbindung, und diese erhält sich auch, nachdem, zugleich mit der Verschmelzung der beiden Herzen, auch die Perikardialhöhlen in eine einzige zusammengeflossen sind, wie Fig. 105 dies zeigt. Im weiteren Verlaufe nun wird diese einfache primitive Perikardialhöhle, die natürlich nach hinten mit den beiden Leibeshöhlen sich verbindet, in einen unpaaren größeren ventralen Teil und zwei kleinere dorsale Abschnitte geschieden, von denen der erstere, ganz geschlossene als sekundäre oder bleibende Perikardialhöhle das Herz enthält, die letzteren dagegen immer noch mit den Eingeweide-

Bleibende Perikardialhöhle.

Primitive Pleurahöhlen. **Pleuroperikardialplatten.** **Mesocardium laterale.**

höhlen in Verbindung stehen und, da sie zur Aufnahme der Lungen bestimmt sind, die primitiven Pleurahöhlen (hintere Parietalhöhlen, ich) heißen mögen. Diese Scheidung kommt durch die Entwickelung zweier vertikaler Platten, der Pleuroperikardialplatten (F. Schmidt, Uskow), zustande, die von der seitlichen Leibeswand aus zur lateralen Herzwand sich begeben und nichts anderes sind als der von mir (Entw. 2. Aufl.) *Mesocardium laterale* genannte Teil plus dem sogenannten *Septum transversum* von His. Mit dem ersten Namen habe ich (s. Fig. 106) eine mesodermatische Brücke beschrieben, die von der seitlichen Leibeswand zu den Seiten des Vorhofes des Herzens führt und zur Überleitung der *Vena jugularis* und der *Vena cardinalis*, resp. des *Ductus Cuvieri* oder des Vorläufers der oberen Hohlvenen dient (siehe unten bei den Gefäßen). Verfolgt man diese Verbindungsbrücke abwärts, so ergibt sich, dass ihre unteren Teile die *Vena omphalo-mesenterica* enthalten (Fig. 107) und dass dieselbe endlich sich löst, nachdem die genannte Vena die annoch kleinere Umbilicalis aufgenommen hat (Fig. 98). Diese Gegend entspricht dem Seitenrande der vorderen Darmpforte, und geht hier, indem die einfache bleibende Perikardialhöhle ihr Ende erreicht, die primitive Pleurahöhle in die Leibeshöhle über. — Mit dem Namen Septum transversum bezeichnet His, wenn ich ihn recht verstehe, den Teil der Darmfaserplatte des Vorderdarmes, der die *Vena omphalo-mesenterica* trägt und die primitive Perikardialhöhle an der distalen und dorsalen Seite begrenzt. Die seitlichen Teile dieses Septum transversum, das His auch primäres Zwerchfell nennt, und mein *Mesocardium laterale* hängen zusammen und bilden die ventrale Begrenzung der primitiven Pleurahöhle.

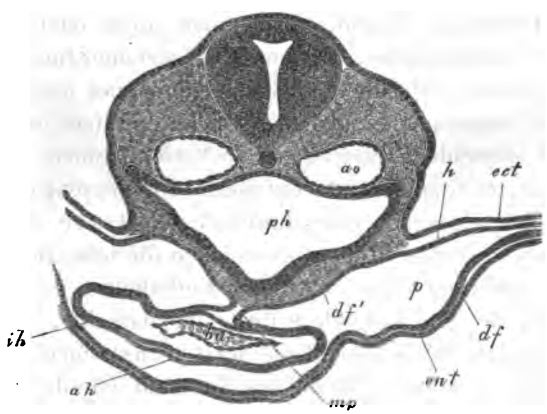


Fig. 105.

Fig. 105. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, 119mal vergr. *ph* Pharynx; *ao Aorta descendens; df'* Darmfaserplatte des Schlundes; *mp Mesocardium posterius; ba Bulbus aortae; ah, ih* äußere und innere Haut desselben; *df* Darmfaserplatte der vorderen Wand der Parietalhöhle *p; ent* Entoderm derselben; *h* Hautplatte; *ect* Ektoderm.

Zwerchfell.

Der Abschluss der primitiven Pleurahöhle gegen die Leibeshöhle kommt viel später als die bisher gemeldeten Vorgänge zustande, und zeigt noch Fig. 119 bei einem menschlichen Embryo des 2. Monates Lungen, die mit ihren Spitzen neben dem Magen in die Bauchhöhle hin-

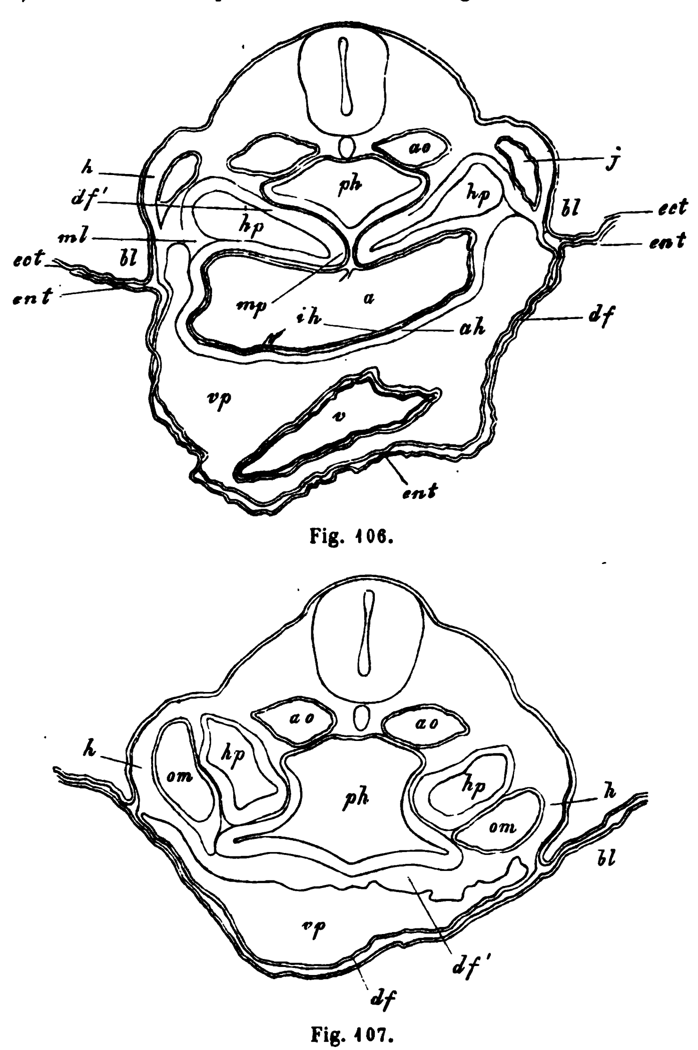


Fig. 106.

Fig. 107.

Fig. 106. Querschnitt No. 19 durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80mal. Buchstaben wie in Fig. 106. Außerdem: *hp* hintere, *vp* vordere Parietalhöhle; *a* Vorhof; *v* Ventrikel; *bl* Blastoderm; *j Vena jugularis.*

Fig. 107. Querschnitt Nr. 22 durch den hintersten Teil der Parietalhöhle des Halses eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 80mal. Buchstaben wie in Fig. 107. Außerdem: *om Vena omphalo-mesenterica.*

einragen. Die Art und Weise, wie dieser Abschluss sich macht, ist trotz der verdienstvollen Bemühungen von His und Uskow nicht nach allen Seiten klar, doch ist so viel sicher, dass derselbe mit der Bildung der Leber und des Diaphragma in innigstem Verbande steht. Die Leber entwickelt sich, wie ich gezeigt habe, durch die Vereinigung eines epithelialen, vom Darme aus sich bildenden »Leberganges« und einer Wucherung der Darmfaserplatte in der Gegend der Einmündung der *Venae omphalo-mesentericae* oder des *Septum transversum* von His, welche Wucherung Fig. 107, 257 und 258 zeigen und die ich Leberwulst nannte (Vorleber, His). Dieser Leberwulst, der dem Gesagten zufolge an der Bildung der distalen Wand der Perikardialhöhle Anteil nimmt, ist schon sehr früh in der ganzen Breite der Bauchhöhle vorhanden und entwickelt sich rasch auch dorsalwärts, um schließlich rechts und links vom Darm mit der hinteren Bauchwand sich zu verbinden und die Lungen von der Coelomhöhle abzuschließen. Bei diesem Vorgange ist auch die Verbindung der *Cava inferior* mit der Umbilikalvene (*Ductus venosus Arantii*) mitbeteiligt und vielleicht ein Vorwachsen der Muskelfasern des Diaphragma von der seitlichen Leibeswand gegen die Mitte zu im Zusammenhange mit der Bildung der definitiven Brustwand. — Der vorhin genannte Leberwulst geht im weiteren Verlaufe größtenteils in die Bildung der Leber ein, doch entwickelt sich aus demselben auch das *Lig. suspensorium* und *coronarium hepatis*, während aus seinen proximalen Teilen ein Teil des parietalen Perikards und die Pleura diaphragmatica sich gestalten.

Die oben genannten Pleuroperikardialplatten, in denen der *Nervus phrenicus* verläuft, sondern sich später in die Laminae mediastini, die Pleura cardiaca und die Seitenteile des parietalen Perikards, wobei ihr oberster Rand, mein *Mesocardium laterale*, zur Substanzbrücke wird, die hoch oben im Thorax jederseits die oberen Hohlvenen (die früheren *Ductus Cuvieri*) zum Herzen leitet. Wie der Zwerchfellmuskel entsteht, ist noch gänzlich im Dunkeln, doch halte ich es aus vergleichend-anatomischen und andern Thatsachen für wahrscheinlich, dass derselbe mit zwei Hälften in eine vorgebildete bindegewebige Scheidewand der Brust- und Bauchhöhle einwächst. Man beachte jedoch, dass das doppelte Diaphragma der Vögel, das nur die Lungen deckt, und das Zwerchfell der Säuger sehr verschiedene Bildungen sind.

Zwerchfellmuskel.

Nach dieser Auseinandersetzung über die Gesamtvorgänge bei der Scheidung der primitiven Leibeshöhlen in die bleibende Perikardial- und Peritonealhöhle und in die sekundären Pleurahöhlen gebe ich nun noch folgende Ergänzungen:

Nachdem Herz und Kopf in der oben beschriebenen Weise angelegt

sind, werden dieselben im Laufe des 9. Tages ihrer Vollendung entgegengeführt. In betreff des Verschlusses des Medullarrohres und Schlundes und der Ausbildung des Gehirns findet sich nicht viel vom Hühnchen Abweichendes, mit Ausnahme einiger weiter unten noch zu erwähnender Verhältnisse, dagegen zeigen sich beim Herzen gewisse Eigentümlichkeiten, die im folgenden noch zu erörtern sind.

Vereinigung der beiden Herzen.

In erster Linie hebe ich hervor, dass beim Kaninchen auch nach der Bildung und dem vollkommenen Verschlusse des Schlundes die beiden Herzhälften noch eine Zeit lang getrennt bleiben, und dass überhaupt die Vereinigung der beiden Herzhälften in etwas anderer Weise sich macht als beim Hühnchen. Geht man von dem Stadium der Fig. 104 aus, so findet sich zunächst eine Reihe von Stufen, die den Schlund in verschiedenen Graden des Verschlusses und die Herzhälften entsprechend genähert zeigen. Weiter folgt dann ein Zustand, in dem der Schlund bereits geschlossen, dagegen die Herzhälften sich noch nicht vereinigt haben, wie ihn Fig. 108 vertritt. In diesem Querschnitte finden sich noch zwei vollkommen getrennte Parietalhöhlen *p* und Endothelschläuche *ih*, dagegen sind die beiden äußeren Herzhäute (*ah*), die von der Darmfaserplatte abstammen, im Begriffe, miteinander zu verschmelzen, und hat eine Vereinigung beim Entoderm wirklich stattgefunden. Somit wird die Scheidewand zwischen beiden Parietalhöhlen gebildet erstens von einem Reste des Entoderms *e'* und zweitens von dem Teile der äußeren Herzhaut, die in die Darmfaserplatte sich umbiegt.

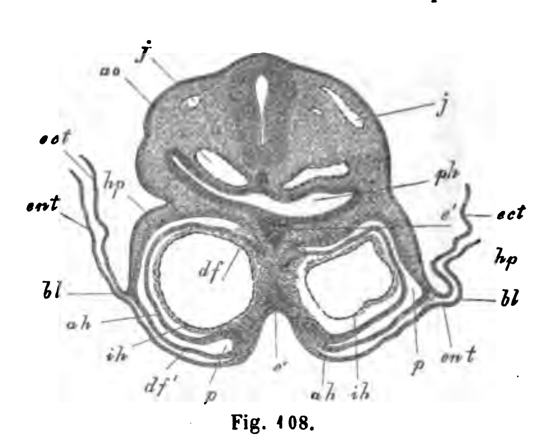


Fig. 108.

Weiter verschmelzen dann die beiden Parietalhöhlen miteinander und werden zugleich mit dem Größerwerden des Herzens geräumiger. Während dies geschieht, vereinigen sich auch die beiden Herzanlagen

Fig. 108. Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 80mal. *ih* innere Herzhaut (Endothelrohr); *ah* äußere Herzhaut, übergehend in *df*, die Darmfaserplatte des Schlundes *ph*, und *df'*, die Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand der Parietalhöhle *p*; *ao* Aorta; *j Vena jugularis*; *e'* Fortsetzung des Entoderms des Schlundes und der vorderen Wand der Parietalhöhle in die Scheidewand zwischen beiden Herzhälften; *bl* Blastoderm, bestehend aus *ent*, dem Entoderm, und *ect*, dem Ektoderm; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand.

in der Art, dass ihre Endothelschläuche zusammenfließen und die äußeren Herzhäute an der ventralen Seite untereinander verwachsen und von der Darmfaserplatte sich lösen. So wird das Herz an seiner ventralen Seite ganz frei, ohne jemals ein ausgesprochenes *Mesocardium inferius* gehabt zu haben, und entsteht eine selbständige vordere Wand der nun einfachen Parietalhöhle, die wie beim Hühnchen aus der Darmfaserplatte und dem Entoderm besteht. Diese Wand setzt sich lateralwärts in das Blastoderm fort und verhält sich schließlich wie beim Hühnchen (s. Fig. 40). An der dorsalen Seite erhält sich dagegen die Verbindung des Herzens mit der Darmfaserplatte des Schlundes längere Zeit, und gibt Fig. 105 eine deutliche Anschauung des hier befindlichen hinteren Herzgekröses (*mp*).

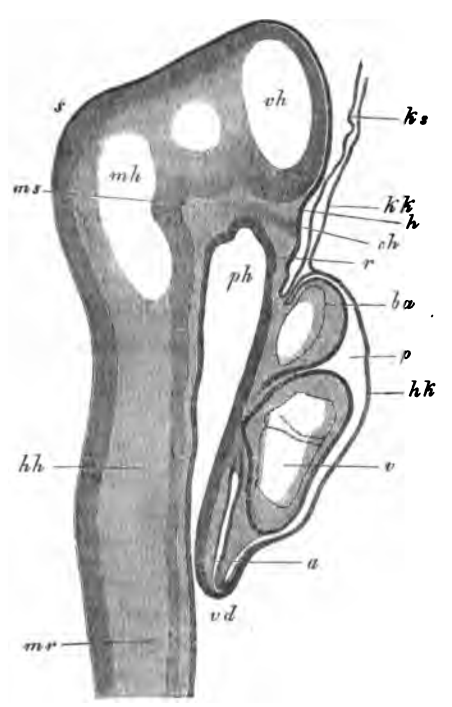


Fig. 109.

Zur Vervollständigung der Schilderung der Verhältnisse des Herzens des Säugetierembryo auf Querschnitten gebe ich nun noch in Fig. 109 einen Längsschnitt des Kopfes und Herzens eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden, dessen Verhältnisse ohne weitere Beschreibung klar sind. Nur möchte ich betonen, dass auch beim Säugetiere das mittlere Keimblatt nicht in die Kopfscheide des Amnion (*ks*) und in die Kopfkappe (*kk*) übergeht. Dasselbe zeigen die vorhin geschilderten Querschnitte Fig. 106, 107, indem auch bei diesen der an den Embryo grenzende Teil des Blastoderms nur aus dem Ektoderm und Entoderm besteht.

Fig. 109. Längsschnitt durch Kopf und Herz eines Kaninchenembryo von 9 Tagen und 2 Stunden. *ph* Schlund; *vd* vordere Darmpforte; *r* Rachenhaut; *p* Parietalhöhle; *hk* vordere Wand derselben (Herzkappe, Remak), aus dem Entoderm und der Darmfaserplatte bestehend; *a* Vorhof; *v* Kammer; *ba* *Bulbus aortae;* *kk* Kopfkappe, aus dem Entoderm allein bestehend; *ks* Kopfscheide des Amnion, aus dem Ektoderm allein bestehend; *mr* Medullarrohr; *vh* Vorderhirn; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *s* Scheitelhöcker; *ms* mittlerer Schädelbalken Rathkes; *ch* vorderstes Ende der Chorda, an das Ektoderm anstoßend; *h* leichte Einbiegung des Ektoderms, aus welcher später die Hypophysis sich bildet.

In betreff der übrigen Verhältnisse des Kopfes, soweit sie auf die Sinnesorgane, das Gehirn und die Bildung des Gesichtes sich beziehen, verweise ich auf die später folgenden ausführlichen Beschreibungen bei den betreffenden Organen.

Grundzüge der Entwickelung der Wirbeltiere.

Anmerkung. Am Schlusse der Darstellung der Entwickelung der Vögel und Säugetiere angelangt, sollen nun noch in Kürze die bei derselben obwaltenden Vorgänge mit denjenigen der niederen Wirbeltiere verglichen werden.

Amphioxus.

1. Bei dem einfachsten Fische Amphioxus bildet sich nach der totalen Furchung eine einschichtige Blase (Blastula, Häckel). Dann stülpt sich die eine Hälfte der Blase in die andere ein, und schnürt sich die eingestülpte Blase (Gastrula, Häckel) allmählich so ab, dass zuletzt nur noch ein enges Loch, der Blastoporus oder Urmund, in die Gastrulahöhle führt, während die primitive Höhle der Blastula oder die Furchungshöhle längst geschwunden ist. An der länglicher gewordenen Gastrula stellt nun die äußere Zellenlage den Ektoblasten und die innere den Entoblasten dar, während die Gastrulahöhle die Anlage des Urdarmes ist. An der ganzen Dorsalseite des Embryo bildet sich hierauf bis zum Blastoporus, der dem hinteren Ende entspricht, eine Medullarfurche, welche dann von hinten nach vorn so sich schließt, dass die Medullarwülste den Blastoporus von hinten umgeben und einschließen, der so in das Medullarrohr zu liegen kommt und vom Boden desselben in den Urdarm führt, welche Verbindung *Canalis neurentericus* genannt wird. Unterbrochen wird die Verbindung des Medullarrohres mit dem Darme, wenn die Schwanzflosse erscheint und der After entsteht, der vor dem ventralen Ende des *Canalis neurentericus* am letzten Ende des Darmes sich bildet.

Der Mesoblast des Amphioxus entsteht aus dem Entoblasten in Gestalt zweier von der dorsalen Seite des Urdarmes sich entwickelnder Längsfalten. Diese trennen sich in hintereinander liegende, Urwirbeln ähnliche Segmente, die noch eine Zeitlang mit dem Urdarme in offener Verbindung stehen, dann aber von demselben sich lösen. Diese Ursegmente, die den Urwirbeln und Seitenplatten der höheren Tiere entsprechen, wachsen als Hohlgebilde ventralwärts zwischen Ektoblast und Urdarm herum und vereinigen sich endlich an der ventralen Seite des Darmes. Anfänglich enthalten die Ursegmente nach ihrer Entstehung jedes eine gesonderte Höhle, später aber fließen die Höhlen aller dieser Segmente an ihrer ventralen Hälfte zusammen und stellen die Leibeshöhle dar. Die Chorda ist eine Abschnürung des Entoblasts des Urdarmes.

Der ganze Körper des Amphioxus entsteht vor dem Blastoporus und differenziert sich von vorn nach hinten, in der Art, dass das ungegliederte Material für die Bildung der Ursegmente und die Chorda unmittelbar vor dem *Canalis neurentericus* liegt und wohl auch der Darm und das Medullarrohr hier ihre größte Wachstumsintensität haben. Ist einmal der *Canalis neurentericus* geschlossen, so wächst das Medullarrohr an seinem hinteren verdickten Ende selbständig weiter, und dasselbe gilt von den Mesoblastfalten des Entoblasts, deren hinterster Teil zuletzt vom Darme sich ablöst und für sich weiter wuchert.

Cyklostomen, Acipenser, Anuren, Urodelen.

2. Kein anderer Fisch oder Wirbeltier zeigt gleiche Verhältnisse wie der Amphioxus, dagegen kommt ein mit der Gastrula desselben zu vergleichendes Stadium vor bei den Cyklostomen, bei Acipenser und bei den Amphibien (Anuren und Urodelen), wahrscheinlich auch bei Lepidosteus. Bei allen

diesen ist die Furchung total und inäqual, in der Art, dass der Teil des Dotters, aus dem die Embryonalanlage entsteht, rascher sich zerklüftet als der andere. Die aus der Furchung hervorgehende Blase (Blastula) ist an der embryonalen kleinzelligen Seite dünn, an der andern Seite sehr dick und die Furchungshöhle im allgemeinen halbmondförmig (s. O. HERTWIG, Mittleres Keimblatt, Triton Taf. II Fig. 1). Dann stülpt sich in einer Gegend, welche dem hinteren Ende des Embryo entspricht, der großzellige Teil der Blastula in den andern ein und wird nach und nach von demselben umwachsen, während zugleich die ursprüngliche Höhle des Blastulastadiums verschwindet. Die durch die Einstülpung gebildete Höhle ist die Darmhöhle und der primitive Zugang zu derselben der Blastoporus, der mit dem Fortschreiten der Einstülpung immer enger wird.

Vor dem Blastoporus entwickelt sich der Embryo, indem, ohne dass ein Primitivstreifen auftritt (bei Triton beschreibt KUPFFER einen Primitivstreifen, ebenso GASSER bei Alytes, bei dem der Blastoporus zum After werden soll), hier sofort die Rückenfurche und die Anlage des zentralen Nervensystems entsteht. Gleichzeitig erscheint auch die erste Andeutung eines *Canalis neurentericus*, da die Rückenfurche um die vordere Blastoporuslippe herum mit dem noch rinnenförmigen Darmrohre sich verbindet. Beim Verschlusse des Medullarrohres umfassen dann die hintersten Teile der Rückenwülste den verkleinerten Blastoporus, so dass derselbe am geschlossenen Medullarrohre vom Boden desselben aus in den hintersten Teil des Darmes führt.

Der Leib des Embryo entsteht so (man vergl. O. HERTWIG Triton Taf. I Fig. 4—12, Frosch Taf. V Fig. 5, 6; SALENSKY Acipenser Taf. V Fig. 39, 40, 41, 42), dass erst nur der Kopf (wohl eigentlich nur die vorderste Kopfgegend) auftritt, an welchen sich dann Stück um Stück des Rumpfes ansetzt, in der Art, dass die Neuangliederung in der Gegend der Vorderlippe des Blastoporus geschieht, welche somit die eigentliche Wachstumszone darstellt.

Die inneren Vorgänge anlangend, so scheint mir O. HERTWIG in seiner schönen Arbeit über das mittlere Keimblatt im wesentlichen das Richtige getroffen zu haben, wenn er, gestützt auf seine Erfahrungen beim Frosche (S. 67 fg.), das Bildungsmaterial für das mittlere Keimblatt und die Chorda vom Ektoblasten in der vorderen Blastoporuslippe herleitet. Diesem zufolge würde hier der Ektoblast zunächst eine zusammenhängende Platte erzeugen, die dann aber sofort in drei Teile sich scheidet und zwar in die Anlage der Chorda in der Mitte und je einen Mesoblaststreifen oder eine Mesoblastplatte seitlich. An der Blastoporuslippe ist in der Gegend der wuchernden Ektoblastzone eine besondere Entoblastlage nicht zu unterscheiden, weiter nach vorn dagegen findet sich eine solche unter den Mesoblastplatten, fehlt dagegen in der Mitte, wenn man nicht die Chorda als Teil des Entoblasts ansehen will, was jedoch nach O. HERTWIG nicht angeht, obschon dieselbe bei gewissen Geschöpfen wie ein vom Entoblasten sich abschnürender Teil sich ausnimmt. Warum nichtsdestoweniger das Bildungsmaterial der Chorda von O. HERTWIG »Chordaentoblast« genannt wird, ist mir nicht klar und werde ich dasselbe als Chordamesoblast bezeichnen oder als Chordablastem.

Die Mesoblastplatten der hier besprochenen Tiere entwickeln sich somit bei keinem derselben aus dem Entoblasten wie beim Amphioxus und sind auch niemals von Anfang an hohl oder doppelt. Nichtsdestoweniger kann man dieselben mit O. HERTWIG als den Entoblastausstülpungen des Amphioxus

gleichwertig erachten und die später in denselben auftretenden Höhlungen als Coelom oder Leibeshöhle bezeichnen, nur muss man in dem Versuche, Übereinstimmungen nachzuweisen, wo keine sind, nicht zu weit gehen. Mir scheint der Nachweis, dass zwei in der Mittelschicht der Embryonalanlage gelegene Platten, die von der einen oder andern der primitiven epithelialen Lagen des Keimes abstammen, von Hause aus die Leibeshöhle in sich enthalten oder dieselbe später in sich entwickeln, genügend, um die Gleichwertigkeit dieser Bildungen für den Aufbau des Leibes darzuthun.

Beim Frosche findet sich auch eine von der hinteren Blastoporuslippe ausgehende Mesodermbildung in Form einer unpaaren Platte, in welcher später der Anus durchbricht (O. HERTWIG Taf. VIII, Fig. 5, 6, 7).

Elasmobranchier, Teleostier.

3. An die genannten Geschöpfe schließen sich zunächst die Elasmobranchier und Teleostier an. Die Furchung ist hier partiell und ein verschieden entwickelter Nahrungsdotter vorhanden. Bei den Elasmobranchiern, deren Verhältnisse am genauesten untersucht sind, ist nach der Furchung das Blastoderm scheibenförmig und, wenn gut ausgebildet, aus zwei Zellenschichten gebildet, die eine Furchungshöhle zwischen sich einschließen. Der eine Rand des Blastoderms ist dicker als der andere und bezeichnet die Stelle, wo der Embryo sich bildet. Hier entsteht auch, bevor der Embryo auftritt, eine Art Einstülpung, d. h. es scheint der Blastodermrand nach der ventralen Seite sich umzuschlagen. Ist der Embryo dann in der Anlage begriffen und eine Rückenfurche vorhanden, so führt diese Furche um den Blastodermrand herum in eine an der ventralen Seite des Blastoderms befindliche Halbrinne, die so weit nach vorn sich erstreckt als die Embryonalanlage an der dorsalen Seite. Diese Rinne ist die erste Anlage des Darmrohres, doch besitzt dasselbe anfänglich keine ventrale Wand und ist hier nur vom Dotter begrenzt, in dem jedoch oberflächlich eine Menge Kerne sich finden, die wahrscheinlich von den Kernen der ersten Furchungssegmente abstammen, später mit Dottermasse sich umhüllen und die ventrale Darmwand mit bilden helfen.

Verglichen mit Amphioxus und den andern bisher besprochenen Geschöpfen lässt sich den Elasmobranchiern allenfalls ein Blastulastadium zuschreiben (s. BALFOUR, Elasmobr. Fishes, Pl. III, Fig. 1, 5), dagegen fehlt denselben auf jeden Fall ein gut ausgeprägtes Gastrulastadium, d. h. die Einstülpung eines Teiles der Blastula in den andern. Nichtsdestoweniger sind die Andeutungen einer Gastrulabildung nicht zu verkennen, um so mehr, als später ein vollkommener neurenterischer Kanal und eine Art Blastoporus sich ausbilden. Es umwächst nämlich das Blastoderm nach und nach den Bildungsdotter und umfasst sehr früh dicht hinter der Embryonalanlage die vorhin erwähnte Einstülpungsöffnung, sodass dieselbe wie ein typischer Blastoporus aussieht und auch wie ein solcher vom hintersten Teile der Medullarwülste umschlossen wird und so schließlich an den Boden des Medullarrohres gelangt und von hier aus zum Enddarme führt. Hinter dieser Stelle verwachsen die Blastodermränder mit einer linearen Naht, die jedoch nur langsam sich vollendet (s. BALFOUR l. c. Pl. VIII).

Der Embryo der Elasmobranchier entsteht vom Rande des Blastoderms aus in der Gegend, wo der eben besprochene Blastoporus sich bildet, nach denselben Gesetzen, wie bei den sub 2 aufgeführten Geschöpfen in der Art, dass zuerst der Kopf und dann nach und nach die hinteren Leibesteile sich

differenzieren und der Wachstumspunkt in der Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus sich befindet. In betreff der Entstehung des Mesoblasts und der Chorda ziehe ich aus den Angaben BALFOURS ganz dieselben Schlüsse wie O. HERTWIG (l. c.) und nehme in allem Wesentlichen eine Übereinstimmung der Elasmobranchier mit den Anuren an.

Im Gegensatze zu dem eben Bemerkten haben HIS und RAUBER zu zeigen versucht, dass die Embryonen der Elasmobranchier und Teleostier durch ein Verwachsen anfänglich getrennter paariger Teile, nämlich der zwei Hälften des Keimscheibenrandes, entstehen. Ich finde mit KUPFFER und BALFOUR, dass keine Thatsachen zu einer solchen Annahme zwingen, gewisse Fakta aber derselben bestimmt widersprechen.

Die Teleostier scheinen nach dem, was über sie bekannt ist, in den wesentlichsten Verhältnissen mit den Elasmobranchiern übereinzustimmen. Doch fehlt hier eine Einstülpung, die mit der Bildung des Darmkanals in Verbindung stände, sowie ein neurenterischer Kanal, letzterer um so mehr, als bei diesen Geschöpfen das Rückenmark nicht als Halbrinne, sondern als ursprünglich solider Strang sich anlegt. In einer Mitteilung der neuesten Zeit (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1884) beschreibt KUPFFER bei dieser Gruppe als Blastoporus und Primitivrinne Bildungen, die andere, wie mir scheint, mit Recht, mit der Bildung des Nervensystems in Verbindung bringen. Dagegen ist möglicherweise die von demselben Autor schon längst beschriebene sogenannte Allantois der Fische (l. c. S. 18, Taf. I, Fig. 1, 2, 3) als leise Andeutung einer Blastulaeinstülpung zu betrachten.

Reptilien.

4. Mit den Reptilien gelangen wir zu Tierformen, bei denen die Entwickelung so abweichend von der des Amphioxus und der niederen Wirbeltiere verläuft, dass es schwer hält, sichere Anknüpfungspunkte zu finden. Die partielle Furchung der mit viel Nahrungsdotter versehenen Eier führt zunächst zur Bildung einer doppeltblätterigen Scheibe, in welcher keine Furchungshöhle sich findet und die daher nur uneigentlich als Blastula (Discoblastula) bezeichnet werden kann. Wie bei den Anamnien erscheint dann an dem Blastoderm eine begrenzte Stelle, von welcher die Bildung des Mesoderms ausgeht, doch liegt dieser Wachstumspunkt nicht am Rande der Keimhaut, sondern ziemlich in der Mitte derselben und geht auch nicht von den Rändern einer Einstülpungsöffnung aus, die anfangs nicht da ist. Diese Stelle lässt sich, ihre Bedeutung für die Bildung des Mesoderms anlangend, mit dem Primitivstreifen der Vögel vergleichen, obschon ihre rundliche Gestalt, geringe Längenentwickelung und der Mangel einer Primitivrinne scheinbar gegen eine solche Deutung sprechen. Nachdem dieser Primitivstreifen oder Primitivwulst kurze Zeit als solcher bestanden hat, bildet sich an demselben, nach BALFOUR und WELDON am vorderen Ende, nach STRAHL auf seiner Mitte, eine Einstülpung, die nach und nach in schiefer Richtung nach vorn den ganzen Wulst durchsetzt und an der ventralen Seite des Blastoderms ausmündet und somit mit dem *Canalis neurentericus* der niederen Wirbeltiere übereinzustimmen scheint. Erwägt man alle auf diese Frage bezüglichen Verhältnisse, so ergibt sich folgendes: Obgleich die Furchungssegmente der Reptilien keine runde Blase (Blastula) bilden, so lässt sich doch das primitive zweiblätterige Blastoderm als eine solche auffassen und z. B. dem Stadium des Amphioxuseies vergleichen, in welchem die eine Wand der Blastula an die andere sich angelegt hat (s. KOWALENSKY und HATSCHEK Fig. 24). Und in der That lässt sich ja

leicht begreifen, dass der große Nahrungsdotter die Entwickelung einer Blastula aus den Furchungskugeln unmöglich macht und die Masse derselben sofort in die Form einer mehrblätterigen Scheibe zwingt, welche somit auch einer eben eingestülpten Blastula oder beginnenden Gastrula verglichen werden könnte, was um so eher zulässig erscheint, als an dem Blastoderm der Reptilien die eine Lamelle dem Ektoblasten, die andere dem Entoblasten angehört. Bei dieser Auffassung würde die Gastrula der Reptilien um so vollkommener werden, je mehr ihr Blastoderm den Nahrungsdotter umwächst, und als Urmund die Stelle zu bezeichnen sein, an welcher zuletzt der Dottersack sich schließt.

Im Gegensatze zu diesen Deutungen betrachtet KUPFFER die Öffnung auf dem Primitivstreifen der Reptilien als Urmund und den *Canalis neurentericus* als sicheren Beweis einer auch hier vorkommenden Gastrulation, während STRAHL in seinen vorzüglichen Arbeiten über die Entwickelung von Lacerta eine solche Annahme nicht für zulässig hält. Ich teile vollkommen diese Bedenken, denn erstens durchsetzt der Kanal die ganze scheibenförmige Blastula und stülpt sie nicht bloß ein, zweitens ist derselbe nicht vom Entoblasten ausgekleidet, wie die Höhle einer Gastrula, drittens entsteht das Mesoderm früher als der Eingang des Kanals, viertens hat der Kanal keinen wesentlichen Anteil an der Bildung des Darmes und fünftens wird sein Eingang oder der vermeintliche Blastoporus auch nicht von den Rückenwülsten umwachsen, vielmehr schließen sich diese gleichzeitig mit dem Kanale vor demselben (STRAHL).

Trotz aller dieser Bedenken und der Unmöglichkeit, den neurenterischen Kanal der Reptilien einfach demjenigen der Anamnien gleichzusetzen, muss doch meiner Meinung zufolge eine gewisse beschränkte Homologie beider Teile zugegeben werden, die sich, wie mir scheint, am besten auf eine Vererbung nicht der Gesamtvorgänge, die bei den Anamnien zur Gastrulation führen, sondern einzig und allein der Verbindung des Darm- und Nervenrohres beschränkt. Diese Verbindung ist in der That, wie auch ich mit KUPFFER finde, zu bedeutungsvoll, als dass man nicht versuchen sollte, dieselbe überall, wo sie sich findet, auf einen einheitlichen Vorgang zurückzuführen.

Mit Bezug auf die Wachstumsgesetze des embryonalen Leibes, die Bildung des Mesoblasts und der Chorda stimmen die Reptilien, wie ich mit O. HERTWIG, gestützt auf die Untersuchungen STRAHLS, annehme, im wesentlichen mit den Anamnien überein und ist auch hier der Ektoblast des Primitivstreifens die Lage, von der das Mesoderm ausgeht. Doch möchte ich besonders hervorheben, dass der Knotenpunkt, der hier den Mesoblasten entwickelt, nicht nur nach der Kopfseite wuchert, wie die vordere Blastoporuslippe der niederen Tiere, sondern nach allen Seiten und, wie es scheint (s. STRAHL, Lacerta agilis, 1883, Tab. XIV), in erster Linie in besonders reichlichem Maße nach der aboralen Seite. Einen gewissen Anklang an diese Verhältnisse bietet der Frosch, der nach O. HERTWIG (Mittl. Keimblatt) auch von der hinteren Blastoporuslippe aus Mesoblast erzeugt.

Vögel.

5. Die Vögel, deren vergleichende Entwickelungsgeschichte durch BRAUN und vor allem durch C. K. HOFFMANN schöne Bereicherungen erfahren hat, schließen sich durch die Bildung ihres Blastoderms vollkommen an die Reptilien an und kann somit ihre Keimhaut ebenfalls in gewissem Sinne als eine zusammengedrückte Blastula und später, wenn dieselbe den Dotter umwachsen hat, als Gastrula und die Verschlussstelle des Dottersackes als Blastoporus bezeichnet werden.

Wie bei den Reptilien entsteht ferner auch bei den Vögeln die erste Anlage des Embryo nicht am Rande der Keimhaut, sondern, wenn auch exzentrisch, doch mehr in der Mitte. Durch eine Wucherung des Ektoderms des hintersten Endes der *Area pellucida* oder der angrenzenden Teile der *Area opaca* entsteht ein Wulst, den ich mit einer für die Säugetiere gebrauchten Bezeichnung Endwulst des Primitivstreifens nennen will. Nach und nach beteiligen sich an der Kopfseite dieses Endwulstes immer neue Teile des Ektoderms an der genannten Wucherung und entsteht so der Primitivstreifen, der somit nichts als eine von hinten nach vorn fortschreitende Wucherung oder Verdickung des Ektoderms ist. Während nun auf dem Primitivstreifen eine seichte Rinne auftritt, wuchern die tieferen Teile desselben selbständig nach allen Seiten über den Primitivstreifen zwischen Ektoderm und Entoderm hinein und bilden das mittlere Keimblatt, doch ist die Mesodermbildung am Kopfende insofern eigentümlich, als hier in der Achse der Embryonalanlage ein besonderer Fortsatz, der Kopffortsatz, erscheint, von dessen Seiten aus das Mesoderm in Gestalt zweier selbständiger Platten langsam nach vorn wächst.

Der Körper des Embryo legt sich in erster Linie vor dem Primitivstreifen an, und lange Zeit hindurch ist der Knotenpunkt des Wachstums am vorderen Ende des Primitivstreifens gelegen, welcher successive von vorn nach hinten in Teile des Embryo sich differenziert, wobei der Streifen selbst immer mehr sich verkürzt und scheinbar vom Kopfe wegrückt. Endlich wird auch das letzte Stück des Primitivstreifens in den Leib des Embryo aufgenommen und zur Bildung des Schwanzendes verwendet.

Hier ist nun weiter beizufügen, dass nach der Entdeckung von GASSER, die BRAUN und später HOFFMANN bestätigten, auch bei den Vögeln Verbindungen zwischen dem Medullarrohre und dem Darmrohre vorkommen, die an den neurenterischen Kanal der niederstehenden Wirbeltiere erinnern, jedoch in keiner Beziehung zur Ektodermoberfläche stehen und somit den Embryo nicht ganz durchsetzen. BRAUN unterscheidet dreierlei solche Verbindungen. Die erste vorderste tritt vor dem Endwulste am hinteren Ende der Embryonalanlage auf und kann das Rückenmark noch während ihres Bestehens über sie hinaus verlängert sein. Große Beachtung verdient, dass der Kanal die Chorda durchbohrt und somit hier seitlich von der Chorda begrenzt wird. Dasselbe gilt für die zweite weiter nach hinten gelegene Verbindung, hinter welcher sogar noch Chorda vorhanden sein kann. Diese beiden Kanäle treten nicht bei ganz jungen Embryonalanlagen auf, sondern bei solchen, die schon 6—8 Urwirbel und mehr haben. Nachdem diese Kanäle einige Zeit bestanden haben, vergehen sie und dann tritt nach BRAUNS Entdeckung gleichzeitig mit dem Verbrauche des letzten Restes des Primitivstreifens beim Wellenpapagei von 9—11 mm, der Ente von 11—16 mm und dem Hühnchen vom 3. Brüttage noch eine dritte Verbindung des hintersten Endes des Medullarrohres um das hintere Chordaende herum mit dem Schwanzdarme auf, die ebenfalls nach kurzem Bestehen mit dem Eingehen des Schwanzdarmes verschwindet.

Ganz anderer Art als diese Kanäle ist eine Spalte oder ein Gang, der nach KUPFFER bei einem Hühnerembryo mit 32 Urwirbeln in der Gegend des Endwulstes die Ektodermseite mit der Entodermfläche verbindet (s. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1882, Taf. IX, Fig. 15). Dieser Gang ist nichts anderes als die erste Allantoisanlage plus einer Verbindung derselben mit der

Rückenfläche des Embryo, welche letztere Kupffer neu beschreibt und die bis jetzt noch der Bestätigung harrt.

Versuchen wir nun noch die erste Anlage des Vogelembryo mit derjenigen der niederen Wirbeltiere zu vergleichen, so verdient vor allem der Primitivstreifen Beachtung. Schon Rauber und Balfour haben denselben und die Primitivrinne dem Blastoporus anderer Embryonalanlagen an die Seite gesetzt und diese Bildungen einem linienförmig ausgezogenen und verwachsenen Urmunde verglichen, und seit man weiß, dass vom Blastoporus aus das Mesoderm entsteht, ebenso wie vom Primitivstreifen, hat diesé Vergleichung noch mehr an Gewicht gewonnen. Erwägen wir nun aber die einzelnen auf diese Frage bezüglichen Thatsachen, so finden wir folgendes.

In erster Linie ist zu bemerken, dass die Primitivrinne auf keinen Fall einen typischen Blastoporus darstellt, denn dieselbe hat mit der Bildung der Gastrula, wenn wir bei den Vögeln eine solche annehmen wollen, nichts zu thun. Es kann sich somit nur darum handeln, ob dieselbe etwa durch Vererbung von einem echten Blastoporus sich ableiten lässt. Nun sind aber Geschöpfe mit einem solchen Urmunde nicht bekannt und bliebe also, wenn man die Vergleichung aufrecht erhalten wollte, nichts übrig, als hypothetisch die Existenz derselben anzunehmen. In diesem Falle hätte man davon auszugehen, dass bei solchen Geschöpfen im Beginne des Gastrulastadiums der vordere Teil des noch großen Blastoporus hinter dem *Canalis neurentericus* linienförmig wurde und zur Verwachsung kam, während der hintere Teil desselben wie gewöhnlich sich schloss. So käme dann der vordere Teil des Blastoporus und der von demselben aus sich entwickelnde Embryo in die Mitte der Keimhaut zu liegen und ließe sich das Vorkommen des Primitivstreifens mitten im Blastoderm bei den Reptilien und Vögeln als Übertragung eines Teiles der geschilderten Vorgänge durch Vererbung erklären, bei welcher Deutung auch die hier und da an der *Area opaca* hinter dem Primitivstreifen beobachtete Randkerbe und die sehr seltenen Beobachtungen von Primitivstreifen, die bis zum hinteren Rande der *Area opaca* verliefen, eine entsprechende Deutung fänden.

In diesem Sinne ungefähr haben sich Rauber und Balfour über die Bedeutung der Primitivrinne der Vögel geäußert. Rauber nennt dieselbe »Embryonalteil des Urmundeinganges« und Balfour vergleicht sie mit den bei Selachiern hinter dem Embryo linear sich vereinigenden Lippen des Blastoporus (M. v. die bekannte Figur der Vergl. Embryologie, II, 138, 258). Beiden diesen Autoren haben sich O. Hertwig und L. Gerlach angeschlossen und bezeichnet letzterer die Primitivrinne als embryonalen Blastoporus, die Verschlussstelle des Dottersackes als Dotterblastoporus.

Diesen scheinbar zusagenden Darstellungen gegenüber erheben sich jedoch eine Anzahl von Bedenken, die zum Teil schwer ins Gewicht fallen und folgendermaßen sich formulieren lassen.

1) Die Primitivrinne ist nicht das erste am Primitivstreifen, wie zu erwarten wäre, wenn dieselbe einem Teile des Blastoporus entspräche, und entsteht der Primitivstreifen zuerst. Diese Schwierigkeit ließe sich jedoch beseitigen, wenn man die Primitivrinne nicht auf den Blastoporus beziehen, sondern anders deuten und etwa mit der Bildung des Mesoblasts in Beziehung bringen wollte.

2) Der Primitivstreifen entwickelt sich von hinten nach vorn, der hypothetisch angenommene embryonale Blastoporus aber müsste sich von vorn nach hinten schließen.

3) Der Primitivstreifen der Vögel und Amphibien entwickelt nach allen Seiten Mesoderm, auch nach hinten, während ein echter Blastoporus — soviel man weiß, mit einziger Ausnahme des Frosches — nur von seiner vorderen Lippe aus mittleres Keimblatt bildet.

4) Der Primitivstreifen der Vögel wird ganz und gar in den Leib des Embryo aufgenommen und geht in demselben unter, wie ich mit andern (RAUBER, BRAUN, GASSER) gegen L. GERLACH behaupten muss, die Blastoporuslippen hinter dem *Canalis neurentericus* dagegen haben an der Bildung des Embryo nicht den geringsten Anteil.

Von diesen Bedenken wiegen Nr. 2 und 4 so schwer, dass ich mich nicht entschließen kann, die Hypothese von RAUBER und BALFOUR einfach anzunehmen. Ich bin vielmehr der Meinung, dass ein embryonaler Blastoporus bei den Vögeln gar nicht vorhanden ist und dass der Primitivstreifen der wuchernden Zone entspricht, die in der vorderen Blastoporuslippe niederer Wirbeltiere sich findet. Diese Zone wuchert einmal in der Richtung von hinten nach vorn und zweitens zerfällt dieselbe nach den übereinstimmenden Angaben von O. HERTWIG und STRAHL in zwei Abschnitte, einen hinteren, in dem die Mitte und die Seitenteile zusammenhängen und eine einzige Achsenplattebilden, und einen vorderen Abschnitt, der das Ektoderm, die Chordaanlage und die Mesodermplatten gesondert zeigt. Dem hinteren Abschnitte vergleiche ich den Primitivstreifen und das aus demselben hervorwachsende Mesoderm, dem vorderen den Kopffortsatz und die vorderen selbständigen Mesodermplatten.

Auch bei dieser Deutung bedarf die zentrale Lage des Embryo auf dem Blastoporus einer Erklärung und lässt sich eine solche in der nämlichen Weise geben, wie sie BALFOUR annimmt; nur würde nach meiner Auffassung die Annahme einer Verwachsung der Blastoporusränder von keiner größeren Bedeutung für die Vergleichung sein und mit dem Primitivstreifen nichts zu thun haben.

Die *Canales neurenterici* der Vögel fasse ich in ähnlicher Weise auf wie den entsprechenden Kanal der Reptilien und vermag ich denselben keine Bedeutung für die Gastrulabildung zuzumessen, mit welcher Auffassung auch O. HERTWIG, BRAUN und L. GERLACH einverstanden sind.

Säugetiere.

6. Wenden wir uns schließlich noch zu den Säugetieren, so finden wir hier Entwickelungsformen, die noch niemand auf diejenigen der tiefer stehenden Wirbeltiere zurückzuführen vermocht hat, weshalb es in keiner Weise gerechtfertigt ist, hier von einer Gastrula und einem Blastoporus zu sprechen. Die aus der totalen Furchung hervorgehende Keimblase, die aus einer ganz geschlossenen Blase des primitiven Ektoderms und den an einer Stelle ihr anliegenden Scheiben oder kreisförmigen Blättern des bleibenden Ektoderms und des Entoderms besteht, lässt meiner Meinung nach nur eine Vergleichung zu, nämlich mit der Keimhaut eines Vogeleies, an der das Ektoderm lange vor dem Entoderm den Dotter umwachsen hätte. Diese rasche Ausbildung der äußeren Keimschicht könnte auf den Mangel des Nahrungsdotters zurückgeführt werden und würde das Auftreten derselben um so weniger belangreich erscheinen, als auch beim Säugetier das bleibende Ektoderm in derselben Gestalt auftritt wie beim Hühnchen. Diesem zufolge ließe sich auch beim Säugetier eine Andeutung einer Discoblastula und einer Discogastrula finden, ein Blastoporus wäre jedoch nur beim Entoderm vorhanden und nicht beim Ektoderm.

Die Anlage des Embryo ist bei den Säugetieren dadurch ausgezeichnet, dass das, was zum Embryo wird, bereits vor der Bildung des Mesoderms und des Primitivstreifens deutlich als schildförmige Verdickung des Ektoderms ausgesprochen ist und von nun an scharf begrenzt sich erhält, ganz anders als dies beim Vogel sich findet. Am hinteren Ende dieses Embryonalschildes entsteht der Primitivstreifen als knopfförmige Verdickung, wächst von hier aus nach vorn und erlangt erst in zweiter Linie eine Rinne an seiner freien Fläche. Das Mesoderm entsteht einzig und allein vom Primitivstreifen aus, wächst erst nach hinten, dann allmählich auch nach vorn und bildet hier einen Kopffortsatz und zwei seitliche Platten, die vor dem Kopfe untereinander sich vereinigen.

Der Embryo entsteht nach denselben Gesetzen wie beim Hühnchen, nur ist hier noch unzweifelhafter, dass der ganze Primitivstreifen in dem Leibe des Embryo aufgeht, da der ganze Embryonalschild zum Embryo wird, und empfehle ich diese Thatsache denen zur Würdigung, die über die Beziehungen des Primitivstreifens zum Embryo noch Zweifel haben. Andeutungen der *Canales neurenterici* beim Hühnchen ergeben sich in dem von Lieberkühn und mir in der Chorda der Säuger gefundenen Kanale und dessen Eröffnung nach der Entodermseite, sowie in der von mir nachgewiesenen *Pars postanalis intestini*. Einen wirklichen Kanal wollen Heape bei Talpa (Quart. Journ. of micr. sc., 1883, S. 612) und v. Bonnet beim Schafe gefunden haben.

Allgemeines über Mesoblast- und Chordabildung.

Fassen wir noch einmal alles über die Bildung des Mesoblasts und der Chorda Bekannte zusammen, so ergibt sich mit Bezug auf den ersteren ein Anschluss an Hertwig in derselben Weise, wie dies oben für die Amphibien auseinandergesetzt wurde. Und wenn auch bei den Amnioten die zwei Mesoblastplatten bei ihrem ersten Entstehen keine so scharf begrenzten Bildungen sind wie bei den Anamnien, so ist nichtsdestoweniger an deren Existenz kein Zweifel möglich. Und was die Chorda anlangt, von der auch ich eine Zeitlang glaubte, dass dieselbe bei den einen Geschöpfen aus dem Entoblasten, bei den andern aus dem Ektoblasten entstehe, so wird nun durch die schönen Beobachtungen von O. Hertwig bei niederen Wirbeltieren und dann durch die Erfahrungen von Lieberkühn und mir bei Säugern klar, dass dieselbe überall aus dem Mesoblasten hervorgeht und nur infolge des Mangels oder der Verkümmerung des Entoblasts in der ventralen Mittellinie in eine Ebene mit dem seitlichen Entoblasten kommt und scheinbar als Teil desselben erscheint. Von dieser Verkümmerung des Entoblasts in der Mittellinie haben vielleicht auch meine Erfahrungen beim Kaninchen (Keimblätter, S. 22, 23, Fig. 24, 25) die ersten Spuren nachgewiesen.

Säugetiere mit Inversion der Keimblätter.

Es erübrigt nun noch, von abweichenden Entwickelungsformen bei den Säugetieren zu handeln, wie sie seit Bischoffs glänzender Entdeckung über das Meerschweinchen bei einer größeren Zahl von Nagetieren (Feldmaus, Hausmaus, Waldmaus, Wanderratte) aufgefunden worden sind, welche außer durch Bischoff und Reichert auch von Hensen, Schäffer, Fraser, Kupffer und Selenka eine eingehende Bearbeitung erfahren haben. Bei allen diesen Tieren ist die Embryonalanlage gegen die Amnionhöhle zu konkav und an der Entodermseite konvex, auch liegt der Embryo mit seinem Amnion wie im Innern der Keimblase, so dass es den Anschein gewinnt, als ob das Entoderm oberflächlich und das Ektoderm nach innen gelegen sei, was man als eine Umkehrung der Keimblätter bezeichnet hat. In der That ist nun aber eine solche

Umkehrung nicht vorhanden, vielmehr ist einfach die Embryonalanlage in das Innere der Keimblase eingestülpt oder eingewuchert und so deren Entodermfläche konvex nach innen vorspringend geworden. Die einfachsten Verhältnisse zeigt nach KUPFFER Arvicola arvalis, die Feldmaus. Hier wird an einer typischen Keimblase der zapfenförmig in das Innere vorspringende Rest der Furchungskugeln, während er membranartig sich abflacht und in das bleibende Ektoderm und das Entoderm zerfällt, durch eine zapfenförmige Wucherung der RAUBERschen Deckschicht noch weiter in das Innere der Keimblase gestülpt. Indem dieser Vorgang, wie ich annehme, durch selbständige Wucherung der eingestülpten zwei Lagen weiter sich ausbildet, zieht sich der Zapfen der RAUBERschen Zellen wieder zurück und zeigt nun die Keimblase eine längliche Form und folgende Abteilungen: 1) eine äußere doppeltblätterige Lage, bestehend aus denselben Lagen, die die Keimblase des Kaninchens vor der Entwickelung ihrer Mesodermlage zeigt, nämlich dem Ektoderm und dem Entoderm, 2) einen von der äußeren Lage umschlossenen Zapfen mit einer inneren Höhlung, bestehend aus dem eingestülpten bleibenden Ektoderm innen und dem Entoderm außen gegen die Höhle der Keimblase zu. Von diesem Zapfen entwickelt der seinem freien Ende nähere Teil den Embryo, dessen konkave Dorsalseite gegen die Höhlung des Zapfens schaut, ein darauf folgender Abschnitt liefert in typischer Weise durch verwachsende Falten das Amnion. Infolge dessen werden die Basalteile des Zapfens zur serösen Hülle oder dem falschen Amnion von PANDER (man beachte, dass ich in diesem Werke S. 70 nach C. FR. WOLFF die allgemeine Leibeskappe VON BAERS als falsches Amnion bezeichne), zwischen welchem und dem Zapfen der RAUBERschen Zellen, der immer noch die Einstülpung schließt, SELENKA eine Höhlung annimmt, die er Höhle des falschen Amnion nennt, während er die RAUBERschen Deckzellen an der Bildung der Placenta sich beteiligen lässt. (M. vergl. KUPFFER in Münchener Akad. Sitzungsber. vom 4. Nov. 1882 und SELENKA, Studien z. Entw., I, 1883; IV, 1884, bes. Taf. XVI). Denkt man sich nun bei diesem Ei die Wucherung der RAUBERschen Zellen nicht vorhanden und die Embryonalanlage so ausgestülpt, dass sie in die Ebene der Keimblase zu liegen käme, so wären die Verhältnisse genau wie beim Kaninchen, und beruht somit die Abweichung in der Einstülpung der Keimstelle in das Innere der Keimblase.

Arvicola arvalis.

Cavia cobaya.

Einen weit verwickelteren Fall bietet das Meerschweinchen. Hier ist zwar anfangs auch eine typische Keimblase mit einer inneren kugelförmigen Masse von Furchungskugeln vorhanden, allein diese Masse plattet sich nicht ab und wird nicht eingestülpt, vielmehr wächst dieselbe als Zapfen in das Innere der sich verlängernden Keimblase und scheidet sich zugleich in eine Kernmasse von Ektodermzellen und eine Hülle von Entoderm, welche mit einer Verdickung der RAUBERschen Lage in Verbindung bleibt oder an dieselbe angrenzt. Später wächst das Entoderm in einen hohlen Stiel aus, der an seinem freien Ende den soliden Ektodermkern mitführt, und wenn dieser Vorgang den letzteren an den distalen Pol der langgestreckten Keimblase geführt hat, so entwickelt der Ektodermkern eine Höhle, vergrößert sich und gestaltet sich einmal zum Ektoderm des Embryo und zweitens zu demjenigen des Amnion, welche beide zusammen fertig aus dem Ektodermkern hervorgehen, dessen Höhle mithin die sogenannte Markamnionhöhle ist, d. h. die Amnionhöhle, und die Rückenfurche oder mehr oder weniger geschlossene Höhle des zentralen Nervenystems. Diesem zufolge entwickelt das Meerschweinchen keine seröse

Hülle wie das Kaninchen, doch kann das Ektoderm der Keimblase mehr den Rauberschen Zellen als solche bezeichnet werden, in welchen letzteren Selenka einen Hohlraum sich entwickeln lässt, den er wiederum Höhle des falschen Amnion nennt, obschon dieselbe etwas ganz anderes ist als bei Arvicola. Eine die Keimblase auskleidende Entodermblase besitzt das Meerschweinchen nicht und somit auch keinen Dottersack.

Hausmaus, Waldmaus, Ratte.

Ein gewisses Verständnis dieser auffallenden Vorgänge beim Meerschweinchen eröffnet sich, wenn man die Entwickelung der Hausmaus, der Ratte und Waldmaus heranzieht. Hier entwickeln sich nach Selenka anfänglich auch solide, von Entoderm bekleidete Ektodermzapfen in die Keimblase hinein, bestehend aus einer Verbindung der Rauberschen Deckzellen mit den bleibenden Ektodermzellen. Später höhlen sich dieselben jedoch *in toto* aus auch im Bereiche der Rauberschen Zellen, und entwickeln sich dann diese hohlen Zapfen wie bei Arvicola weiter und lassen sich auch einer in die Keimblase eingestülpten Embryonalanlage des Kaninchens vergleichen, obgleich eine solche Einstülpung eigentlich nicht vorhanden ist. Beim Meerschweinchen nun löst sich der Ektodermkern von den Rauberschen Zellen und ist die in ihm auftretende Höhle nur Markamnionhöhle und nicht mehr gleichsam ein Teil der freien Oberfläche der Keimblase. Große Beachtung verdient in dieser Beziehung, dass nach Selenka auch die Ratte und Hausmaus in ihrem Ektodermkern anfangs geschlossene Markamnionhöhlen entwickeln (l. c. Taf. XVI, Fig. 56, 57, 63), die dann aber später mit Höhlungen im Zapfen der Deckzellen zusammenfließen, worauf dann die Amnionbildung in gewohnter Weise folgt.

Für das, was Selenka bei diesen Nagern Höhle des falschen Amnion nennt, gibt es beim Kaninchen kein Homologon, wie ich entgegen Selenka behaupten muss (s. auch Hensen im Archiv v. His, 1883, S. 72), und ist sein Schema der Hüllen des Kaninchens (IV Taf. XVI, Fig. 48) insofern unrichtig, als die äußerste Linie wegzufallen hat und ein Hohlraum *f* nicht da ist.

Mesoderm und Chorda scheinen bei diesen Nagern wesentlich wie beim Kaninchen sich zu entwickeln. Die Allantois dagegen ist lange Zeit ohne Höhlung einfachein Mesodermwulst. Beim Meerschweinchen zeigen erst Embryonen von 17—18 Tagen die Anlage einer Harnblase (Lieberkühn).

Die Ursache der eigentümlichen Entwickelung der hier besprochenen Nager scheint mir mit Selenka wesentlich in dem frühen Verwachsen der Keimblasen derselben mit dem Uterus zu liegen, infolge dessen die formativen Vorgänge in erster Linie eine Wucherung der Keimblasenelemente nach innen und weniger eine Flächenzunahme derselben bedingen. Anders das Kaninchenei, das frei im Uterus gelegen bis zu 4—5 mm sich vergrößert, bevor es sich festsetzt. Ich vermag jedoch den Rauberschen Deckzellen keine so hohe Bedeutung beizumessen wie Selenka, und lehren vor allem Arvicola und das Meerschweinchen, dass auch ohne wesentliche Beteiligung dieser Elemente das bleibende Ektoderm und das Entoderm allein imstande sind, die Inversion der Schichten zu erzielen.

Unzweifelhaft werden weiter ausgedehnte Untersuchungen in der Abteilung der Säuger vor allem bei den niederen Formen (Edentaten, Beuteltieren etc.) noch viele Eigentümlichkeiten und Abweichungen hervortreten lassen, und lehren schon die bisherigen Untersuchungen von v. Baer, Bischoff (Reh), Heape (Maulwurf), Bonnet (Schaf), dass hier noch viel

Wichtiges zu finden ist. Erwähnenswert ist jetzt schon das kolossale und rasche Längenwachstum der Keimblase bei den Wiederkäuern und Schweinen (BONNET), die von HEAPE gefundene vorübergehende Verdickung der RAUBERschen Schicht beim Maulwurf, die an die Verhältnisse der Nager mit Inversion der Embryonalanlage erinnert. Wichtig wäre auch, wenn die obenerwähnten Angaben von HEAPE bei Talpa und BONNET beim Schafe über einen *Canalis neurentericus* sich bestätigten und ebenso das von BONNET behauptete Wachstum des Primitivstreifens des Schafes von vorn nach hinten.

§ 17.

Erste Entwickelung des Menschen.

Die Beobachtungen über die ersten Gestaltungen des Menschen sind so spärlich, dass nicht von fern daran gedacht werden kann, dieselben in ähnlicher Weise zu entwickeln, wie dies beim Hühnchen und bei den Säugetieren geschehen ist.

Jüngste menschliche Embryonen.

Aus der ersten Woche der Schwangerschaft, während welcher das Ei den Eileiter durchwandert und hier unzweifelhaft einen totalen Furchungsprozess durchmacht, besitzen wir keine zuverlässige Beobachtung. Dagegen liegen aus der zweiten Woche einige Angaben vor, die Erwähnung verdienen, obschon vielleicht auch keine derselben auf eine ganz normale Frucht sich bezieht.

Eier der 2. Woche.

Ei von REICHERT.

Das jüngste bis jetzt beobachtete Ei wurde vor einigen Jahren von REICHERT beschrieben, und schätzt er das Alter desselben auf 12—13 oder 13—14 Tage. Dasselbe wurde im Uterus einer Selbstmörderin in situ beobachtet und bestand aus einem blasenförmigen Gebilde von



Fig. 110.



Fig. 111.

Linsenform von 5,5 : 3,3 mm, das etwa 4mal vergrößert in Fig. 110 von der Fläche und in Fig. 111 von der Seite dargestellt ist. Die Randzone dieses Bläschens trug einen reichen Besatz von Zöttchen, von denen die

Fig. 110 und 111. Menschliches befruchtetes Ei (bläschenförmige Frucht, REICHERT) von 12—13 Tagen, von der Fläche und von der Seite etwa 4mal vergr. An der Flächenansicht ist das zu sehen, was REICHERT für den Embryonalfleck hält.

entwickeltsten 0,2 mm maßen und auch zum Teil kurze Nebenästchen trugen. Von hier aus zogen sich die Zöttchen mit abnehmender Größe eine Strecke weit auf die Uterinfläche des Bläschens fort, ließen jedoch hier eine kreisförmige Fläche von 2,5 mm frei, die in der Mitte einen ebenfalls kreisförmigen trüben Fleck zeigte. An der entgegengesetzten Fläche des Bläschens, die etwas gewölbter war, fehlten dagegen die Zöttchen ganz und gar.

Bezüglich auf den Bau dieser »bläschenförmigen Frucht« ermittelte Reichert folgendes. Nirgends, weder äußerlich noch im Innern, war die geringste Spur einer embryonalen Bildung, etwa einer Primitivrinne oder der Rückenfurche oder gar eines deutlichen Embryo mit einem Gefäßhofe zu entdecken. Vielmehr bestand das betreffende Ei einfach aus einer zarten Membran von epithelialer Beschaffenheit, von welcher die ebenso beschaffenen Zöttchen ausgingen. Nur in der Gegend des trüben Fleckes an der Uterinfläche des Eies fand sich innen an der genannten Lage eine dünne Schicht kleinerer, feinkörniger, kernhaltiger, polyedrischer Zellen. Von einer *Zona pellucida* war nichts zu sehen. Dagegen war das Innere mit faserig-häutigen Bildungen erfüllt, welche Reichert als Gerinnsel ansieht.

Diesen Thatsachen zufolge deutet Reichert das fragliche Ei als Keimblase und die doppeltblätterige Stelle desselben als Fruchthof oder Embryonalfleck, eine Auffassung, deren Richtigkeit kaum zu beanstanden ist, wenn man die innere Lage als Entoderm deutet. Eine andere Frage dagegen ist, ob das betreffende Ei ein vollkommen normales war, und hebe ich vor allem hervor, dass das Vorkommen von Zotten bei einem befruchteten Eie ohne Embryonalanlage und ohne Amnion Bedenken erregt. Bei allen Säugetieren, bei denen bis jetzt Zotten an den Eihüllen gefunden wurden, treten dieselben erst nach der Bildung des Amnion an der äußeren Lamelle der Keimblase auf, die die seröse Hülle heisst, niemals vorher. Da jedoch die Möglichkeit nicht bestritten werden kann, dass die Keimblase schon früher Zotten entwickle, und sogar beim Kaninchen, wie ich fand, der zottenbildende Teil der Keimblase schon sehr bald sich verdickt und als von mir so genannter Ektodermwulst auftritt, so scheint es mir doch gewagt, der Reichertschen Beobachtung nach dieser Seite Bedenken entgegenzustellen, und bin ich für mich bereit, dieselbe für einmal und so lange, als nicht bestimmte Erfahrungen anderes lehren, nicht anzuzweifeln. In diesem Falle hätte man dann anzunehmen, dass der Embryo auf der zottenfreien Mitte der Uterinfläche der Keimblase auftritt und dass hier, nach der Bildung des Amnion und der serösen Hülle, später auch Zotten entstehen, ebenso wie auf der gegenüberliegenden zottenfreien Stelle, indem nicht zu be-

zweifeln ist, dass alle etwas älteren menschlichen Keimblasen oder Eier, wie man dieselben hier nennt, ringsherum mit Zotten besetzt sind. Und zwar finden sich solche Zotten schon vor der Bildung des Nabelstranges und der Allantois, wie die gleich zu schildernden Eier von THOMSON lehren, die in dieser Beziehung jetzt erst verständlich werden.

Außer dieser Erfahrung von REICHERT besitzen wir noch mehrere andere über menschliche Eier, die noch keinen Embryo enthielten. Dieselben waren alle kugelrunde kleine Bläschen, von denen die von WHARTON JONES und BREUSS eine einzige zottenfreie Stelle zeigten, die andern ringsherum mit Zotten besetzt waren. Gewisse der letzteren, von denen auch ich eins untersuchte, zeigten innerhalb einer epithelialen, die Zotten tragenden Lage eine bindegewebige Schicht, die nur von der Allantois oder dem Amnion abstammen kann, weshalb anzunehmen ist, dass in denselben der Embryo zwar angelegt wurde, aber nachher zerfiel.

Nun folgen Beobachtungen von ALLEN THOMSON über Eier mit Embryonen, die auf einem relativ großen Dottersacke aufliegen und von denen man bisher annahm, dass sie keine Allantois und keinen Nabelstrang besitzen (Fig. 111—113). Nun hat aber HIS den Satz aufgestellt, dass der menschliche Embryo niemals eine freie Allantois habe, sondern von Anfang an durch dieses Gebilde, das er Bauchstiel nennt, mit der serösen Hülle oder dem Chorion verbunden sei, und hält sich aus diesem Grunde zu der Vermutung berechtigt, dass in den Fällen von THOMSON die Allantois oder der Bauchstiel übersehen worden sei. Meiner Meinung zufolge ist jedoch obige Annahme nicht nur nicht bewiesen, sondern auch angesichts aller sonst bekannten Thatsachen sehr unwahrscheinlich, und scheint es mir daher geraten, vorläufig die Beobachtungen von THOMSON im Anschlusse an das bisher Ermittelte zu deuten. Ein erstes Ei von THOMSON (Fig. 111) von 12—13 Tagen und 6,6 mm Größe zeigte im Innern des mit kleinen Zotten besetzten Chorion einen großen Dottersack von circa 4,0 mm und auf diesem einen Embryo von 2,2 mm Länge, der mit seinem vorderen und hinteren Ende schon etwas vom Dottersacke abgeschnürt war, mit seinem mittleren Teile dagegen unmittelbar auf demselben auflag und mit seinen Rändern in denselben sich fortsetzte, somit noch keinen Darm besaß. Aus dem von THOMSON angegebenen Umstande, dass der Embryo mit seinem Rücken an die äußere Eihaut festgeheftet war, lässt sich vermuten, dass auch das Amnion schon da war, in welchem Falle die äußere Eihaut als seröse Hülle zu deuten wäre. Dagegen finde ich in den Angaben von THOMSON und auch in der von HIS wiedergegebenen Originalzeichnung desselben (s. Anat. menschl. Embryonen, II, 55, A T. 1) keinen Grund zur Annahme, dass dieser Embryo bereits

Erstes Ei von THOMSON.

eine mit der serösen Hülle verbundene Allantois (Bauchstiel, His) besessen habe, um so mehr, als die Verbindung dieses Embryo mit dem Chorion nicht am hintersten Leibesende, wie sonst überall beim Allantoisstiele, sondern am hinteren Dritteile des Rückens statthatte.

Zweites Ei von Thomson.

Die zweite Beobachtung von Thomson bezieht sich auf ein Ei von 13,2 mm Größe (Fig. 112, 113), das wahrscheinlich jünger ist als das

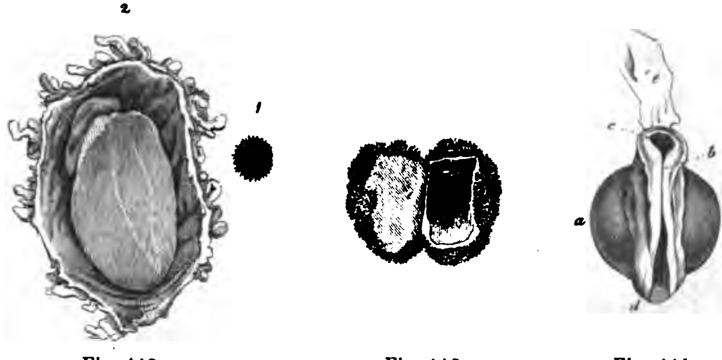


Fig. 112. Fig. 113. Fig. 114.

vorige, jedoch durch eine abnorm große Eihaut sich auszeichnet. Im Innern der zottentragenden Eihaut fand sich Flüssigkeit und eine kleine Blase von 2,2 mm Größe, welche die Anlage eines 2,5 mm großen Embryo zeigte, der eine sehr deutliche, in der Mitte schon im Schließen begriffene Rückenfurche und starke Rückenwülste und an der Bauchseite das Herz erkennen ließ. Auch von diesem Embryo gibt übrigens Thomson wieder an, dass er mit dem Rücken am Chorion festsaß, und liegen somit mit Bezug auf die Deutung der äußeren Eihaut die Verhältnisse wie in dem vorigen Falle. Aus dem Umstande, dass, wie die Originalzeichnung von Thomson lehrt, dieser Embryo am hinteren Ende verletzt war (His l. c. S. 35), leitet His wiederum die Vermutung ab, dass derselbe einen Bauchstiel gehabt habe, eine Möglichkeit, der gegenüber die Annahme, dass die Allantois noch nicht da war, gewiss nicht minder berechtigt ist.

Fig. 112. Menschliches Ei von 12—13 Tagen, nach Thomson. 1. Nicht geöffnet in natürlicher Größe, 2. geöffnet und vergrößert.

Fig. 113. Menschliches Ei von 15 Tagen, nach Thomson, in natürlicher Größe geöffnet, um den großen Innenraum und den kleinen Embryo zu zeigen.

Fig. 114. Embryo dieses Eies vergrößert. *a* Dottersack; *b* Nackengegend, wo die Rückenfurche schon geschlossen ist; *c* Kopfteil des Embryo mit noch offener Rückenfurche; *d* hinteres Ende, wo dasselbe der Fall ist; *e* hautartiger Anhang, vielleicht ein Teil des Amnion.

Eier der 3. Woche.

Wir gehen nun zu Eiern über, bei denen der Embryo ein Amnion, einen Dottersack und einen Allantoisstrang zeigt. In erster Linie sind hier Embryonen zu erwähnen, die einen weiten ungestielten Dottersack besitzen und noch keine Extremitätenanlagen zeigen, wie wir schon seit langem durch Coste einen kennen und wie auch His einige beschrie-



Fig. 115.

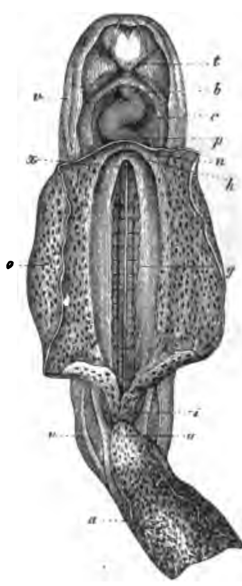


Fig. 116.

ben hat (l. c. Embryo 5 R, E und L). Das Ei von Coste, dessen Alter er auf 15—18 Tage schätzt, war 13,2 mm groß und rings mit kürzeren, leicht ästigen Zöttchen besetzt. Im Innern befand sich ein ziemlich großer Raum und an **einer** Stelle der Embryo mit Amnion und Dotter-

Fig. 115. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt. *b* Aorta; *c* Herz; *d* Rand der weiten Bauchöffnung; *e* Oesaphagus; *f* Kiemenbogen; *i* Hinterdarm; *m Arteria omphalo-mesenterica; n Vena omphalo-mesenterica; o* Dottersack, dessen Gefäße nicht ausgezeichnet sind; *u* Stiel der Allantois (*Urachus*); *a* Allantois mit deutlichen Gefäßen, als kurzer Nabelstrang zum Chorion *ch* gehend; *v* Amnion; *ah* Amnionhöhle.

Fig. 116. Derselbe Embryo von vorn stärker vergrößert, mit geöffnetem und größtenteils entferntem Dottersacke. *a* Allantois, hier schon Nabelstrang; *u* Urachus oder Stiel desselben; *i* Hinterdarm; *v* Amnion; *o* Dottersack oder Nabelblase; *g* primitive Aorten, unter den Urwirbeln gelegen; die weiße Linie ist die Trennungslinie zwischen beiden Gefäßen; *x* Ausmündung des Vorderdarmes in dem Dottersack; *h* Stelle, wo die *Vena umbilicalis* und die *Venae omphalo-mesentericae n* zusammentreffen, um ins Herz einzumünden; *p* Perikardialhöhle; *c* Herz; *b* Aorta; *t* Stirnfortsatz.

sack durch einen kurzen Allantoisstrang an das Chorion befestigt (Fig. 115). Der Embryo von 4,4 mm Länge (Fig. 115, 116) war leicht nach dem Rücken zu gekrümmt mit abgeschnürtem vorderem und hinterem Ende, von denen jedoch ersteres, wenigstens in dem eigentlichen Kopfteile, nur wenig verdickt sich zeigte, wogegen die Gegend, wo das S-förmige Herz seine Lage hatte, stärker vortrat und der massigste Teil des Embryo war. Am Herzen selbst erkennt man die dasselbe umschließende Parietalhöhle und den *Bulbus aortae* (Fig. 116 *b*), dagegen sind die Vorkammern und Kammern (bei *c*) noch kaum voneinander zu unterscheiden. Am Kopfe zeigen sich Andeutungen von Kiemenbogen und Kiemenspalten (Fig. 115 *f*) ziemlich weit vorn, doch sind die letzteren nicht durchgebrochen. Bei der Ansicht von unten (Fig. 116) sieht man ferner am Kopfe vor den ersten Kiemenbogen, die ziemlich deutlich sind, einen konischen unpaaren Fortsatz ganz nach vorn zu, den Stirnfortsatz, und zwischen diesem Fortsatze und den vordersten Kiemenbogen eine Grube, die in der Richtung begriffene Einstülpung, die später zur Mundhöhle wird. Der Bauch des Embryo ist weit offen, und steht der ungestielte, 2,75 mm große Dottersack (in Fig. 116 geöffnet dargestellt) in großer Ausdehnung in offener Verbindung mit dem Darme, von dem nur der Anfangsdarm, dessen Ausmündung in den Mitteldarm in Fig. 115 bei *x* zu sehen ist, und der Enddarm *i* entwickelt sind. Am hinteren Leibesende findet sich die Allantois (*a*) in Form eines Stranges, der durch einen breiten Stiel (*u*), den späteren Urachus, mit dem Enddarme und, wie es scheint, auch noch mit der vorderen Beckenwand zusammenhängt und dann in die äußere Eihaut, die jetzt Chorion heißen kann, sich verliert, dessen innere Lamelle sie bildet. Wieweit die Höhle der Allantois und die epitheliale innere Lamelle derselben sich erstreckte, darüber hat Coste nichts mitgeteilt. Am Dottersacke und der Allantois sind Gefäße bemerklich. Am Dottersacke zwei *Arteriae omphalo-mesentericae* rechts und links ziemlich in der Mitte (Fig. 115 *m*) und zwei *Venae omphalo-mesentericae* mehr nach vorn (Fig. 115 *n*); ebenso sieht man Gefäße an der Allantois, welche auch in die hautartige Ausbreitung derselben am Chorion übergehen, hier jedoch nur mit dem Mikroskope wahrzunehmen sind. Das Amnion geht von den Rändern der großen Bauchhöhle aus, umhüllt ziemlich genau die untere Seite des Kopfes, steht aber vom Rücken sowie vom hinteren Leibesende weit ab und bildet mit seinem hintersten Teile auch eine unvollkommene Scheide für die hintere Seite des Stieles der Allantois. Von Extremitäten, Augen- und Gehörbläschen ist an diesem Embryo noch keine Spur zu sehen, ebenso meldet Coste nichts von Wolffschen Körpern, welche jedoch sehr wahrscheinlich angelegt waren; dagegen will er zwei ziemlich große

Aorten (Fig. 116 *g*) zu beiden Seiten der mittleren Teile des Leibes gesehen haben, die aber nicht besonders deutlich hervortraten.

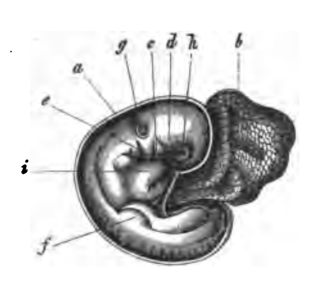


Fig. 117.

Das Chorion dieses Eies besitzt eine gefäßhaltige innere Lamelle, welche ich mit Coste als Ausbreitung der Allantois auffasse; die äußere Lamelle ist epithelialer Natur und trägt hohle, leicht verästelte Zotten, in welche die gefäßhaltige Lage noch nicht eingeht.

Embryonen ohne Extremitäten, aber mit gestieltem Dottersacke und mit vorderer Kopfkrümmung finden sich außerdem beschrieben durch Allen Thomson und vor allen durch His (l. c. Embryonen Lg, Ls, Sch, M, BB). Am genauesten wurde der Embryo M (Taf. I 5, 6) von 2,6 mm Länge (Ei in Spiritus 7,5—8,0 mm, Dottersack 2,6 : 1,7 mm, Dottergang 0,6 mm) untersucht und nach einer Querschnittsserie auf Taf. VII in den inneren Teilen konstruiert, auf welche Konstruktion noch öfter zurückzukommen sein wird.

Embryonen vom Ende der 3. Woche.

Gegen den Schluss der 3. Woche treten sehr namhafte Veränderungen der Embryonen auf (Fig. 117). In der äußeren Leibesform fällt vor allem die Krümmung des Kopfes und Leibes, das erste Auftreten der Extremitäten und eines Schwanzes und die gute Ausbildung des Kiemenbogen und Kiemenfurchen auf, die beide in der vollen Zahl 4 vorhanden sind. Ferner unterscheidet man jetzt auch die primitiven Nasengrübchen und die ersten Anlagen der Augen und Gehörgruben. Von inneren Organen ist jetzt die Leber angelegt und der Wolffsche Körper deutlich, ferner der Darm vom Dottersacke abgeschnürt und das Herz mit seinen Hauptabteilungen erkennbar.

Die Eihüllen anlangend, so ist das Chorion überall gefäßhaltig, und gehen die Gefäße nun auch in die Zotten ein; der Allantoisstrang ist kurz mit zwei Arterien und zwei Venen, der Dottersack groß und breitgestielt, das Amnion dem Embryo dicht anliegend.

Hierher zähle ich 1) den Embryo von Coste (Pl. II, *a*) von 20—21

Fig. 117. Embryo eines menschlichen Eies vom Ende der dritten oder Anfang der vierten Woche nach A. Thomson, vergrößert. *a* Amnion; *b* Dottersack; *c* erster Kiemenbogen, Unterkieferfortsatz; *d* Oberkieferfortsatz desselben Bogens; *e* zweiter Kiemenbogen, hinter dem noch zwei kleinere sichtbar sind. Spalten sind drei deutlich, zwischen dem 1. und 2., 2. und 3. und 3. und 4. Bogen; *f* Anlage der vorderen Extremität; *g* primitives Ohrbläschen; *h* Auge; *i* Herz.

Tagen (s. d. Tafelerklärung), mit einer Reflexablase von 4,2 : 3,0 cm und einem Chorion von 2,7 cm; 2) den hier abgebildeten Embryo von THOMSON, Größe des Eies (*Chorion*) 2,7 cm, des Embryo 4,5 mm, des Dottersackes 3,3 mm; 3) einen Embryo von HIS (Embryo 4 mm lang, Ei 2,5—3,0 cm, Dottersack 2,7 : 3,0 mm), der auf Tafel VIII dargestellt und nach Schnitten konstruiert ist; 4) einen Embryo von HENSEN (Arch. v. HIS, 1877) von 4,5 mm; 5) einen Embryo von ECKER (Arch. v. HIS, 1880, S. 403) von 4 mm, Größe des Eies 8 mm. Die noch offene Rückenfurche dieses Embryo ist nicht als normal anzusehen; 6) einen Embryo von FOL von 5,6 mm (Revue médic. de la Suisse romande, No. 4, 1884, Pl. I. II), der nach Schnitten von 0,02 mm rekonstruiert wurde und interessante Resultate ergab.

Embryonen der 4. Woche.

Embryonen der 4. Woche besitzen noch einfache Geruchsgrübchen, dagegen bilden sich die Kiemenfurchen nach und nach auf zwei und die Kiemenbogen auf drei zurück. Die Extremitäten sind größer, schaufelförmig, aber ohne Gliederung, die Schwanzspitze deutlich. Die Leber ist größer und bewirkt einen deutlichen Vorsprung am Bauche; der Darm ist geschlossen und bildet eine kleine Schleife, von welcher der Gang des nun deutlich gestielten Dottersackes, der *Ductus omphalo-mesentericus*, ausgeht. Der Dottersack liegt meist auf der rechten Seite des Embryo und die Schwanzspitze links vom Nabelstrang. Außer den schon genannten inneren Organen sind nun auch die Lungen und der Magen deutlich, deren erste Anlagen schon das vorige Stadium zeigt (s. HIS Embryo α Fig. 3, 4).

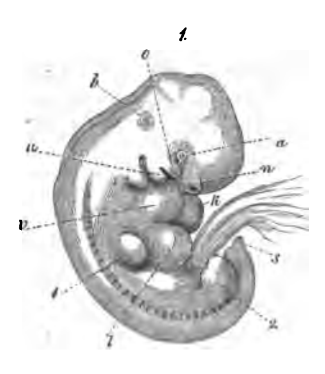
Jüngere Embryonen dieser Zeit schildern 1) COSTE (Pl. III), Chorion 17,3 mm, Embryo 9,25 mm, Dottersack 5,8 mm; 2) WALDEYER (Stud. d. phys. Inst. zu Breslau, H. III), Chorion ohne Zotten gemessen 19,0 mm, Embryo 8,0 mm; 3) A. THOMSON (m. Entwickelungsgesch., 2. Aufl., Fig. 232), Embryo in der Krümmung gemessen 11,0 mm; 4) A. ECKER (Taf. XXVI, Fig. I), Embryo 9,0 mm; 5) HIS, Embryonen von 7,0 und 7,5 mm, auf Taf. I und III sehr schön dargestellt und aus Schnitten konstruiert; 6) KÖLLIKER, Embryonen von 8,0 und 8,5 mm, ersterer mit einem Dottersack von 3,6 mm (Entw. d. Auges und Geruchsorgans menschl. Embryonen, 1883). Bei beiden Embryonen lag die Schwanzspitze an der rechten Seite des Nabelstranges, ebenso der Dottersack bei dem einen links, wie auch bei dem Embryo Fig. 118.

Vom Schlusse der 4. Woche stammt 1) meine Fig. 118, Embryo 13 mm, Dottersack 9,0 mm; 2) COSTE Pl. III a.

Embryonen des 2. Monates.

Der zweite Monat ist durch wichtige äußere Veränderungen ausgezeichnet. Anfangs noch stark gekrümmt, beginnt der Embryo vor allem am Rumpfe sich zu strecken. Das Gesicht entwickelt sich durch

Bildung der Nasenfurche, Vortreten der Stirnfortsätze; Verwachsen der Oberkieferfortsätze mit den äußeren und inneren Nasenfortsätzen, doch bleibt die äußere Nase noch platt. Die Kiemenfurchen und die hinteren Kiemenbogen vergehen, doch erhält sich der dorsale Teil der ersten Furche als Anlage der äußeren Ohrmündung. Die Extremitäten ferner gliedern sich deutlich, und erscheinen am Ende dieses Monats auch die Finger- und Zehenanlagen. Herz- und Lebergegend schwellen an und der Kopf tritt stärker vor. Die Schwanzspitze vergeht nach und nach. Die Geschlechtsöffnung erscheint und die ersten Spuren der äußeren Genitalien. Von inneren Organen legen sich in diesem Monate an: Zunge, Kehlkopf, Thyreoidea, Thymus, Pankreas, Nieren, Nebennieren, Geschlechtsdrüsen.



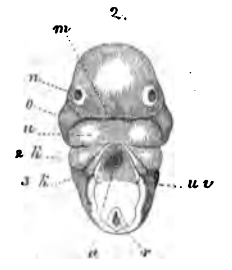


Fig. 118.

Das Chorion ist rings mit Zotten besetzt, der Nabelstrang kurz und dick und nicht gewunden. Derselbe enthält eine oder mehrere Dünndarmschlingen, ferner die epitheliale Blase der Allantois und im Anfange dieses Monates auch zwei Nabelvenen. Der Dottersack ist groß, der Dottergang und seine Gefäße deutlich, das Amnion weiter.

5. Woche.

Die einzelnen Wochen dieses Monates sind schwer zu unterscheiden. In die 5. Woche fällt das erste Auftreten der Nasenfurche, die Anlage der Zunge und der beginnende Verschluss der ersten Kiemenfurche (Fig. 119), die scharfe Abgliederung von Hand und Fuss, das erste Deutlichwerden von Knie und Ellbogen, das Auftreten der Kloakenmündung. Kiemen-

Fig. 118. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13 mm Länge, vergr. 1. In der Seitenansicht. Das Nabelbläschen, das einen ganz kurzen Stiel hatte, $^2/_3$ der Größe des Embryo besaß und auf der linken Seite seine Lage hatte, ist nicht dargestellt. 2. Kopf desselben Embryo von unten. *a* Auge; *n* Nasengrübchen; *o* Oberkieferfortsatz; *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *b* leichte Erhebung, die die Stelle des Labyrinthes andeutet; *v* rechte Vorkammer; *k* Kammer; *l* Leber; 1 vordere, 2 hintere Extremität; *s* schwanzartiges Leibesende; *m* Mundspalte; 2 *k* zweiter, 3 *k* dritter Kiemenbogen; *uv* untere Vereinigungshaut, hier als Bekleidung des Herzens erscheinend, das abgeschnitten ist; *a* in Fig. 2 Aorta; *r* Mark, etwas verzerrt. Die Gegend zwischen den letztgenannten zwei Teilen in 2 nicht ausgezeichnet, weil hier eine Nadel zu Fixirung durchgestoßen war.

bogen sind noch zwei vorhanden. Der stark gekrümmte Embryo Fig. 119 misst 8,5 mm, der Dottersack 4,5 mm. In dieselbe Zeit gehören die Abbildungen von Ecker Taf. XXVI, Fig. III, IV, V, VII, VIII, IX und X, deren Größen mit Ausnahme der Fig. IV und X auf 9, 12, 8, 10 und 11 mm angegeben sind, und die Embryonen LXXIII, X, LXXIV und XXIX von His von der Länge von 11—12 mm, Nabelbläschen von 4,5 : 5,5 mm, Chorion von 3,0 : 2,5—2,7 mm.



Fig. 119.

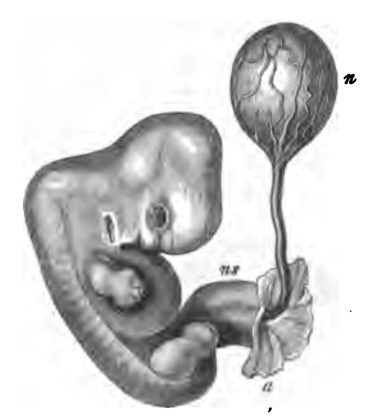


Fig. 120.

6. Woche.

Die erste Kiemenfurche ist bis auf die äußere Ohröffnung zu, an der Hand werden die Fingeranlagen sichtbar, die Nasenfurche verwächst und die Mundöffnung gestaltet sich zu einer großen queren Spalte, in der die Zungenspitze frei sichtbar ist; die Genitalwülste treten auf, die Kiemenbogen sind verschwunden. Freies Schwanzende noch vorhanden.

Einen solchen Embryo von 16 mm Länge von 35 Tagen stellt nach Coste Fig. 241 dar, andere von 13 und 14 mm die Fig. XI und XII der Tafel XXVI und Fig. V auf Taf. XXVII von Ecker, ferner die Taf. Va von Coste (Embryo von 17 mm und 40 Tagen) und dessen Taf. Vc, meine Fig. 127 (Embryo von 15 mm und 40 Tagen. Durchmesser der Reflexablase 47 mm, des Chorion mit den Zotten 33 mm, des Dottersackes 6,3 mm, des Amnion 20,0 mm; Länge des Nabelstranges 12,5 mm, des freien Teiles des Dotterganges 22,0 mm); ferner meine Fig. 120. Von

Fig. 119. Sehr stark gekrümmter Embryo der 5. Woche, 4mal vergr. Äußerer Nasenfortsatz und Oberkieferfortsatz sind fast ganz verschmolzen. Nasengrube und Mundspalte durch die Nasenfurche verbunden. An der ersten Kiemenfurche der hintere Teil als Ohröffnung sichtbar, der vordere Teil zu.

Fig. 120. Embryo der 6. Woche von 13,3 mm Länge, 3mal vergrössert. Nabelbläschen *n* nicht ganz 5 mm groß, Thränenfurche noch deutlich. *a* Amnion; *ns* Nabelstrang.

den Embryonen von His gehören hierher Fig. XXXV (Embryo 12,5, Nabelblase 6:5, Chorion 4,0—3,2 cm), Fig. XLV (Embryo 13,6, Nabelblase 6:4,5, Chorion 3,5:2,8 cm), Fig. XLVI (Embryo 13,8) und Fig. XXIV (Embryo 14,2).

7. u. 8. Woche.

In der 7. und 8. Woche wächst der Embryo bis zu 20 mm und streckt sich mehr. An den Extremitäten treten die ersten zwei Abschnitte deutlich hervor, die Finger trennen sich, am Fuße erscheinen die Zehenanlagen; das äußere Ohr ist noch spaltenförmig, tritt aber mehr vor und bekommt einen Rand, die Augenlider bilden sich, lassen aber das Auge noch weit unbedeckt, an dem das Pigment des *Corpus ciliare* mit bloßem Auge zu sehen ist. Das Gesicht ist angelegt, aber die Nase noch kaum vorspringend, die Lippen treten wenig vor, der Gaumen ist noch gespalten. Hierher zählt meine Fig. 121 (Embryo von 19,3 mm Länge und 8 Wochen), Eckers Fig. XIII auf Taf. XXVI (Em-



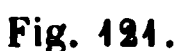



Fig. 121. Fig. 122. Fig. 123.

bryo von 7 Wochen und 21 mm, Amnion von 26 mm, Dottersack von 6,5 mm), desselben Autors Fig. VI auf Taf. XXVII (Embryo von $7\frac{1}{2}$ Wochen und 16,1 mm) und Figur VIII (Embryo von 8 Wochen und 20,9 mm); ferner die Embryonen von His XXXVI (Embryo 15, Nabelblase 5,5:4,5, Chorion 3,5:28), XLI (Embryo 15,5) und XCIX.

Embryonen des 3. Monates.

Embryonen des 3. Monates charakterisiren sich durch die gute Ausbildung der Extremitäten, vor allen von Hand und Fuss, an denen das Nagelbett deutlich zu werden beginnt. Der Kopf streckt sich und tritt der Hals hervor, so dass die Schulter bald nicht mehr dem Unterkiefer anliegt, wie am Anfange dieses Monates. Am Auge schließen sich schon in der ersten Hälfte dieses Monates die Lider, die Nase tritt vor, die Ohrmuschel bildet ihre Hauptabteilungen. Brust und Bauch ragen we-

Fig. 121. Menschlicher Embryo der 8. Woche 2mal vergr.

Fig. 122. Menschlicher Embryo der 9. Woche in natürlicher Größe.

Fig. 123. Menschlicher Embryo der 10. Woche in natürlicher Größe. Zwischen Bein und Steiß ist der Penis sichtbar.

niger hervor als früher. Die Kloakenmündung trennt sich in der 9. und 10. Woche in Geschlechts- und Darmöffnung, und sind in der zweiten Hälfte dieses Monates die äußeren Geschlechtsorgane deutlich als männliche oder weibliche zu erkennen, indem die Rinne an der unteren Seite des Penis sich schließt und die Skrotalfalten verwachsen. Am Chorion bildet sich der Unterschied zwischen *Chorion frondosum* und *Chorion laeve* aus. Der Nabelstrang wird länger, windet sich und ziehen sich die Darmschlingen aus ihm heraus.

Fig. 122 stellt einen Embryo der 9. Woche von 21 mm dar, der noch in Vielem an die Embryonen des 2. Monates erinnert; ebenso der Embryo von His LXXVII (Lg. 23, Chorion 5,5 : 5 cm), den derselbe noch zum 2. Monate rechnet. Schon abweichender ist der Embryo der 10. Woche Fig. 123 mit einer Länge von 3,8 cm, und in Fig. 170 ist ein Embryo der 12. Woche von 5,4 cm Rumpflänge dargestellt. Gute Abbildungen dreimonatlicher Embryonen haben auch Ecker (Taf. XXVII, Fig. IX) und Erdl (Tab. XI) mit Längen von 5,5, 4,4 und 5,0 cm.

4. Monat. Der Embryo zeigt in seinem Äußeren wesentlich dieselben Verhältnisse wie im 3. Monate, nur dass alle Teile größer werden. An den männlichen Geschlechtsorganen erscheint die erste Spur des *Praeputium* in Form eines ringförmigen Wulstes hinter der *Glans*; bei weiblichen Embryonen treten die großen Schamlippen mehr hervor und nehmen die *Clitoris* zwischen sich.

5. und 6. Monat. In diesen Monaten ist das Auffallendste die Entwickelung der Haut. Die Wollhaare, *Lanugo*, brechen gegen das Ende des 5. Monates zuerst an den Augenbrauen und an der Stirn durch, und bis zum Ende des 6. Monates ist der ganze Körper mit denselben bedeckt. Zugleich beginnt auch die Bildung der Fruchtschmiere, *Vernix caseosa*, in schwachen Anfängen. Die Nägel werden härter und die Hautdrüsen entwickeln sich. Im Anfange des 5. Monates bei Embryonen von 10—11 cm Rumpflänge bildet sich das *Praeputium* vollständig aus. Die *Clitoris* steckt nun ganz zwischen den *Labia majora*, die Nymphen sind noch klein, das Hymen schmal, tief im Grunde des Vorhofes verborgen. Mit dem Beginne des 6. Monates erscheinen die ersten Bewegungen des Embryo.

7. Monat. Der Embryo ist noch kaum lebensfähig, die Haut roth, mit *Vernix caseosa* bedeckt. An den weiblichen Genitalien treten die Nymphen stark hervor und erscheinen wie zwei von den *Labia majora* unbedeckte Klappen, die von einer Kommissur zur andern reichen und am oberen Ende unmittelbar in das *Frenulum* und *Praeputium* der ganz verborgenen kleinen *Glans clitoridis* übergehen. Das *Hymen* ist größer, aber noch im Vorhofe verborgen. Die Hoden treten in den Leistenkanal.

8., 9., 10. Monat. Die *Vernix caseosa* nimmt zu, an der Nase und um den Mund finden

sich den Komedonen und dem Milium ähnliche Zustände der Talgdrüsen (s. Küstner, Arch. f. Gynaek., Bd. XII), das Kopfhaar vermehrt sich, ein Teil der *Lanugo* stößt sich ab. Die Augenlider lösen sich, die Pupillarhaut schwindet, die Hoden steigen ins *Scrotum*. An den weiblichen Genitalien wird das *Hymen* größer und treten die immer noch sehr langen (hohen) Nymphen etwas in die Tiefe.

Anmerkung. In betreff des Schwanzes menschlicher Embryonen haben Ecker und His folgende Sätze vereinbart (His, Archiv, 1880): 1) Schwanz ist der die Cloake überragende Teil des Rumpfendes. 2) Bei Embryonen von circa 8—15 mm Länge ist der Schwanz nach vorn und oben umgebogen. 3) Derselbe besteht aus einem vorderen wirbelhaltigen Abschnitte und einem hinteren Teile, der Chorda und Medullarrohr allein führt. 4) Nur das letzte Stück fällt einer Verkümmerung anheim, indem die Chorda zu einem Knötchen sich entwickelt und der Rest schwindet. 5) Der wirbelhaltige Teil erscheint noch lange als Steißhöcker und verschwindet dann langsam unter der Oberfläche.

Tabelle

über Größe und Gewicht der Embryonen in verschiedenen Altern.*)

	Rumpflänge	Gesamtlänge	Gewicht
	in Centimetern.		in Grammen.
1. Monat.			
3. Woche	0,45		
4. Woche	0,8—1,1		
2. Monat.			
5. Woche	0,85—1,28		
6. Woche	1,3—1,7		
7. 8. Woche	1,6—2,1		
3. Monat.	2,1—6,8	6—11 Ecker.	11 Hecker.
		7—9 Hecker.	3—13 ich.
4. Monat.	6,9—9,0	14—16 E.	57 Hecker.
		10—17 H.	25—50 ich.
5. Monat.	9,7—14,7	19—28 E.	284 H.
		18—27 H.	72—256 ich.
6. Monat.	15,0—18,7	26—37 E.	634 H.
		28—34 H.	265—489 ich.
7. Monat.	18,0—22,8	35—38 H. E.	1218 H.
			517—860 ich.
8. Monat.	24—27,5	41—42 E.	1569 H.
		39—41 H.	
9. Monat.	27—30	42—65 H.	1971 H.
		42—64 E.	
10. Monat.	30—37	45—67 H.	2334 H.

*) Obschon es gebräuchlich ist, bei Embryonen die gesamte Länge vom Scheitel bis zur Sohle anzugeben, so ist doch unzweifelhaft die Messung der Rumpflänge (bei jüngsten Embryonen die Messung der entferntesten Körperpunkte) richtiger, weil bei

Anmerkung. Ich füge nun noch einige Bemerkungen über den reifen Fötus und den Neugeborenen bei, hauptsächlich mit Rücksicht auf die Bedürfnisse des Arztes, indem zu einer ausführlichen anatomischen Schilderung dieses Lebensalters hier nicht der Ort ist und auch manches, was die Geburtslehre behandelt, wie die Durchmesser des Kindkopfes, die Fontanellen u. s. w., nicht besprochen werden kann.

Reifer Fötus und Neugeborener.

1. Skelett. Zur Zeit der Geburt sind von ganzen Knochen noch knorpelig der 2.—4. Steißbeinwirbel, seltener auch der erste, alle Stücke des *Carpus*, die *Patella*, die Fußwurzelstücke mit Ausnahme des *Calcaneus* und *Astragalus* und manchmal auch des *Cuboideum*. Ferner fehlen Neben- und Epiphysenkerne am ganzen Skelette mit einziger Ausnahme des unteren Epiphysenkernes im *Femur*, der in der großen Mehrzahl der Fälle vor der Geburt sich bildet und im Mittel 0,5 cm misst. Häufig hat auch die *Tibia* in der oberen Epiphyse einen Ossifikationspunkt, selten der *Humerus* oben (Toldt). Bei den Knochen, die aus mehreren Hauptabschnitten sich bilden, wie den Wirbeln, gewissen Schädelknochen, dem Brustbeine, sind zur Zeit der Geburt einmal gewisse Gegenden noch knorpelig, wie die *Lamina perpendicularis* des Siebbeines, der *Processus ensiformis* des *Sternum* und der *Arcus anterior atlantis*, und zweitens die bereits verknöcherten Teile noch alle unvereinigt, mit Ausnahme des Keilbeines, bei dem nur noch die *Alae magnae* getrennt sind, und des Brustbeines, bei dem inkonstante Verschmelzungen der Kerne des Körpers vorkommen.

Skelett.

Von sonstigen Eigentümlichkeiten des Skelettes des Neugeborenen erwähne ich den Mangel einer bestimmten Form oder Krümmung der Wirbelsäule, die geringe Weite der Brusthöhle und der Beckenhöhle, welche letztere bei beiden Geschlechtern sich gleich verhält, das Überwiegen des Schädels über das Gesicht, die geringe Ausbildung (*Sinus ethmoidalis, maxillaris*) oder den Mangel (*Sinus frontalis, sphenoidalis*) der Nebenhöhlen der Nase, den unvollkommenen Zustand des Felsenbeines (*Annulus tympanicus*, Mangel des *Processus mastoideus*, unvollkommene Ausbildung der Hauptkanäle), die besondere Gestaltung der Kiefer an ihren Rändern und im Innern, die Größe der *Orbita*, die gute Ausbildung des Labyrinthes im Ohre.

2. Nervensystem und Sinnesorgane. Das Rückenmark hat seine

Nervensystem.

Embryonen des 1. und 2. Monates nur diese sich messen lässt und auch im 3. und 4. Monate die Beine nicht leicht gestreckt werden können. Ich habe übrigens auch die Gesamtlängen nach Ecker (Arch. f. Anthr., Bd. 3) und Hecker (Monatsschr. f. Geburtsk., Bd. 27) beigegeben. Die Gewichte sind nach Hecker (Mittelzahlen der Gewichte frischer Fötus) und eigenen Beobachtungen (Bestimmungen an Spirituspräparaten) mitgetheilt, und erklären sich die bedeutenden Unterschiede der beiderlei Bestimmungen zum Teil aus den Verschiedenheiten des Beobachtungsmateriales (Embryonen nehmen in Spiritus, je nach der Stärke desselben, um 3—5% im Mittel, 1—14% in den Extremen ab), zum Teil aus den abweichenden Schätzungen des Alters. In dieser Beziehung fehlen übrigens genaue, auf sicheres statistisches Material gegründete Angaben ganz und gar. Die besten Kriterien sind gewisse Entwickelungszustände, wie das erste Hervorsprossen der Haare, die Bedeckung des ganzen Körpers mit Wollhaaren u. s. w., die bei den einzelnen Monaten nach sorgfältiger Prüfung zu Grunde gelegt wurden. Man vergl. auch Toldt in Prag. med. Woch., 1879.

Spitze im 3. Lendenwirbel, und reicht auch der Sack der *Dura* im Kreuzbeine bis zum 4. Wirbel.

Das Gehirn ist so entwickelt, dass dasselbe alle Hauptwindungen und auch viele Nebenwindungen zeigt und schwer zu sagen ist, inwieweit dasselbe etwa noch von dem des Erwachsenen verschieden ist. Die Hirnhöhlen sind relativ weit, die Adergeflechte groß. Gewicht des Gehirns 385 grm.

Auge.

Das Auge ist beim Neugeborenen relativ groß und beträgt dem Gewichte nach etwa $^1/_3$—$^1/_4$ desjenigen des Erwachsenen. Die *Sclera* ist dünn, die Hornhaut dicker als beim Erwachsenen, die Aderhaut sehr dünn und ohne *Lamina fusca*. In der Pupille können Reste der *Membrana pupillaris* vorkommen. An der Netzhaut fehlt der gelbe Fleck. Die Linse besitzt gewölbtere Flächen als später, der Linsenstern ist dreistrahlig.

Geruchsorgan.

Vom Geruchsorgane erwähne ich nur die Enge der Nasenhöhle und vor allem ihren geringen vertikalen Durchmesser, ferner die deutliche Ausprägung des *Organon Jacobsonii* und des *Canalis nasopalatinus*.

Gehörorgan.

Beim Gehörorgane verdient die Kürze des Gehörganges und die fast horizontale Stellung des Trommelfelles Beachtung, ferner die Enge der Höhlen im mittleren Ohre, die erst nach der Geburt durch Schwinden der Gallertschicht der *Mucosa* sich erweitern. Das knöcherne Labyrinth und die *Ossicula auditus* sind der Größe nach vollkommen ausgebildet.

Äußere Haut.

Die Haut des Neugeborenen ist meist von einer dicken Lage *Vernix caseosa* bedeckt und röter als später. Die Komedonen und Milium ähnlichen Bildungen im Gesichte sind noch vorhanden. Von Hautorganen erwähne ich nur die Milchdrüsen beider Geschlechter, die bei allen größeren Neugeborenen von 3,5—4,0 Kilo und darüber als heller oder dunkler rote Organe scharf gegen das umliegende Gewebe sich abgrenzen. Die Warze ist entweder noch nicht gebildet oder nur sehr schwach angedeutet und die spätere *Areola* ungefärbt. Die Nägel, besonders der Finger, haben einen mehr oder weniger langen freien Rand, der, wenn gut ausgebildet, dem Nagel des 6. Monates entspricht und später sich abstößt.

Muskelsystem.

3. Muskelsystem. Ich hebe hier vor allem die noch unvollkommene Ausbildung der vorderen Bauchwand hervor, indem die *Recti* über dem Nabel 1—2 cm und mehr voneinander abstehen. Als fernere Eigentümlichkeiten, die jedoch durchaus nicht immer zutreffen, werden angegeben: die Stärke der *Inscriptiones* der *Recti abdominis*, der Mangel einer Zwischensehne am *Omo-hyoideus*, die relative Größe der *Pyramidales*.

Die *Ossa sesamoidea* sind angelegt, aber noch knorpelig.

Darmkanal.

4. Darmsystem. a. Darmkanal. Die Lippen zeigen eine scharfe Grenzlinie zwischen der Schleimhaut und der äußeren Haut und am Saume der ersteren mehrere Reihen hervorragender Papillen, die am Mundwinkel am dichtesten stehen (Klein), Verhältnisse, die schon bei älteren Embryonen sichtbar sind. Am Zahnfleische finden sich in der Gegend der späteren Eckzähne eigentümliche platte, dreieckige, jedoch nicht immer gut entwickelte Fortsätze der *Mucosa* (Robin und Magitot), die vielleicht beim Saugen mithelfen und um den 3.—4. Monat undeutlich werden. Die Kiefer enthalten alle 20 Milchzähne und den ersten großen bleibenden Backzahn in Ossifikation begriffen. Von den bleibenden Zähnen sind die Säckchen der Schneidezähne und Eckzähne meist beim Neugeborenen zu erkennen, die andern nicht,

mit welchem Ausspruche über das erste Auftreten der Anlagen dieser Säckchen nichts ausgesagt sein soll.

Die Zunge zeigt die *Papillae circumvallatae* auffallend deutlich und lässt häufig auch die *Papilla foliata* als ein gut abgegrenztes Gebilde erkennen. Die *Papillae filiformes* sind klein, die *fungiformes* gut ausgebildet und besonders an der Zungenspitze mächtig entwickelt. Am Rande der Zunge erscheinen die späteren Querleisten als zierliche Reihen kleiner Papillen, die noch auf die untere Fläche übergehen und dann scharf sich abgrenzen. Am Boden der Mundhöhle ist der Kamm, der die Ausmündungen der kleineren Speicheldrüsen trägt (*Crista salivalis inferior mihi*), ungemein entwickelt, weniger derjenige der Zungendrüse an der Zunge (*Crista salivalis superior*). Die *Glandulae sublinguales* bedingen einen starken Wulst am Boden der Mundhöhle. Am harten Gaumen finden sich am vorderen Teile gut entwickelte Querfalten und eine deutliche Gaumenpapille (Gegenbaur).

Im *Pharynx* erscheinen die Tonsillen meist in Form senkrecht stehender Taschen mit zahlreichen Öffnungen in der Tiefe, die von vorn her wie durch eine Falte teilweise bedeckt werden. Der weiche Gaumen steht mehr horizontal, und zeigt die Zäpfchenspitze meist noch eine deutliche Spaltung. Die Tubenmündung ist mehr spaltenförmig und etwas tiefer gelegen als der Boden der Nasenhöhle (Kunkel). Das Schlundkopfgewölbe ist wenig gewölbt und die *Recessus pharyngis* kaum angedeutet, dagegen die *Tonsilla pharyngea* in Gestalt einer Gruppe sagittal stehender, bogenförmig gekrümmter Spalten und die Balgdrüsen der Zungenwurzel gut entwickelt.

Am Magen fällt die geringe Entwickelung des Blindsackes auf, die jedoch mannigfach variiert.

Der Dünndarm misst beim Neugeborenen 2,93 m, der Dickdarm 0,448 m; Verhältnis $6^1/_2$: 1. Die *Valvulae Kerkringii* sind niedrig. Die *Valvula Bauhini* ist nichts als das in Form einer kurzen Röhre in den Dickdarm vortretende *Ileum*. Das *Coecum* steht hoch, in gewissen Fällen selbst noch im rechten *Hypochondrium*, ist klein, mehr kegelförmig und geht unmittelbar in den langen Wurmfortsatz über, an dem die Klappe fehlt. Dickdarm im oberen Teile häufig nicht viel weiter als der Dünndarm, im unteren Abschnitte durch Meconium ausgedehnt. *Haustra* und *Taeniae* von außen sichtbar. Innen fehlen gut ausgebildete *Valvulae sigmoideae*, dagegen finden sich viele zum Teil netzförmig verbundene Längsfalten. Mastdarm weit, meist mit zwei oder drei gut ausgesprochenen, je den halben Umfang des Darmes einnehmenden Ringfalten in 3—4 cm Entfernung vom Anus und einer Verdickung der Ringmuskulatur an dieser Stelle. Unterhalb dieser Falten findet man oft vier stärkere und vier schwächere Längsfalten, die in die schon deutlichen *Columnae Morgagnii* auslaufen.

Peritonaeum.

Das Bauchfell zeigt den Netzbeutel weit offen, und lässt sich das *Omentum majus* in seiner ganzen Ausdehnung nach unten und bis in seine äußersten Ränder, das *Ligamentum pleurocolicum* und das *Omentum colicum Halleri* aufblasen. Das erstgenannte Ligament ist beständig und gut entwickelt, so dass die Milz wie in einer Nische gelagert ist. Von den kleinen Bauchfelltaschen fehlt die *Fossa phrenico-hepatica* nach Henle, und ist die obere *Fossa ileocoecalis* nach Waldeyer immer da. *Omentum majus* und *Colon transversum* sind so verbunden, dass man in der Mehrzahl der Fälle deutlich erkennt, dass das Netz vor dem *Colon* vorbeigeht.

Kehlkopf.

b. Respirationsorgane. Der Kehlkopf ist auffallend durch die Kürze der Stimmbänder und der *Plicae ary-epiglotticae,* sowie durch die Kleinheit und die starke Krümmung des Kehldeckels. Die Morgagnischen Taschen sind vorhanden und 1—2 mm tief. Zwischen den Taschenbändern und dem Kehldeckel stehen auf einem besonderen, weit am Kehldeckel heraufreichenden, leicht vertieften Felde zahlreiche kleine Längsfalten.

Trachea.

Lungen.

Die Luftröhre ist vor dem Atmen platt gedrückt und selbst vorn etwas vertieft. Die hintere Wand ist äußerst schmal und bilden die Knorpel fast vollständige Ringe. Bei den Lungen verdient Beachtung ihre Lage im hinteren Abschnitte des Thoraxraumes, so dass das Herz und die *Thymus* vorn ganz frei liegen und die Lungen diese Organe nur seitlich berühren. Doch sind die beiden Pleurahöhlen schon jetzt in viel größerer Ausdehnung angelegt, und schieben sich die Lungen, sowie das erste Atmen eintritt, einfach vor und decken das Herz je länger je mehr. Vor dem Atmen sind die Lungen rötlich und von der Konsistenz der *Thymus*, der sie auch durch die deutliche Sonderung der Läppchen zweiter und dritter Ordnung gleichen. Mit dem Atmen wird die Farbe heller und die Konsistenz schwammig. Die *Bronchien* des reifen Fötus sind eng und enthalten Schleim und die Pleurahöhlen etwas *Serum.* Gewicht des Organes bei Totgeborenen 40 grm, bei Neugeborenen, die geatmet haben, 70 grm. Verhältnis des Lungengewichtes zum Körpergewichte im allgemeinen, Ausnahmen abgerechnet, bei Totgeburten 1 : 67—70, nach geschehener Atmung 1 : 32—41. Der Thoraxraum ist beim reifen Fötus kurz, und steht der höchste Teil des Zwerchfelles rechts in der Höhe des Ansatzes der 4. Rippe ans Brustbein, links etwas tiefer, dem 4. Interkostalraume gleich.

Thymus.

Die Größe der *Thymus* beim Neugeborenen ist bekannt, doch schwankt dieselbe innerhalb sehr bedeutender Grenzen von 5—25 grm und beträgt im Mittel 13,7 grm. Die größte *Thymus,* die ich beim Neugeborenen sah, ging links bis über die Lungenspitze, die sie von ihrer Stelle verdrängte, und hatte den linken *Phrenicus* vor sich. Farbe etwas heller als die der Lunge des reifen Fötus. Beachtung verdient außerdem, dass die oberen Hörner des Organes häufig bis an die Schilddrüse heranreichen und selbst noch etwas hinter derselben heraufragen, ferner dass dieselben von der Hauptmasse des Organes getrennte, nur durch Bindegewebe mit ihr verbundene Teile (Nebenthymus?) darstellen können.

Thyreoidea.

Leber.

Die Schilddrüse ist braunrot, unverhältnismäßig groß und 6,5 grm schwer. Die Leber des Neugeborenen ist dunkel braunrot und relativ viel größer als später, was sich vor allem in der großen Ausdehnung des linken Lappens ausspricht, der bis über die Magengegend und die Milz herüberragt und mit dem *Lig. triangulare sinistrum* selbst an der linken *Pars costalis diaphragmatis* festsitzen kann. Ferner ragt die Leber erheblich (um 2,5 bis 4,0 cm) über die Rippenknorpel hervor und kann selbst bis in die Nähe des Nabels oder sogar etwas unter denselben herabgehen. Endlich ist das Organ auch dicker und an der oberen Seite, wegen der stärkeren Wölbung des *Diaphragma,* konvexer. Mit dem Eintreten des Atmens erfährt die Leber eine rasche Verminderung an Größe und Gewicht, was daher rührt, dass nun auf einmal der Blutzufluss von seiten der Umbilikalvene wegfällt, ein Verhalten, das zur Aufstellung der sogenannten Leberprobe, *Docimasia hepatis,* geführt hat, deren Brauchbarkeit vorläufig bei den großen Schwankungen des

Lebergewichtes Neugeborener und dem Mangel einer sorgfältigen Statistik eine sehr geringe ist. Gewicht: 77—123 grm.

Gallenblase. Die Gallenblase ragt gewöhnlich nicht über den Rand der Leber vor. In einem Falle trat ihr Grund an der konvexen Leberfläche in einer kreisförmigen Lücke der Lebersubstanz zu Tage.

Pankreas. Milz. Vom *Pankreas* und der Milz ist kaum etwas Besonderes zu melden, als dass ersteres bald graugelb, bald rötlich gefärbt und wegen der Zartheit der Netze und des *Mesocolon transversum* leichter sichtbar ist. Gewicht des *Pankreas* 3,2 grm, der Milz 11,1 grm.

Herz. 5. Gefäßsystem. Das Herz des reifen Fötus ist im Mittel 24 grm schwer und zeichnet sich durch die stärkere Entwickelung der rechten Kammer aus, deren Muskulatur derjenigen des linken Herzens nahezu gleichkommt und die meist auch an der Bildung der Herzspitze sich beteiligt. Im Innern findet sich das *Foramen ovale,* eine große *Valvula foraminis ovalis* und *Valvula Eustachii.* Kapazität der linken Kammer 6—7 cm, der rechten 8—10 cm (Hiffelsheim und Robin).

Herzbeutel. Der Herzbeutel ist mit dem *Diaphragma* lockerer verwachsen als später.

Gefässe. Die Lungenarterien sind eng (4,0 mm), der *Ductus Botalli* weit (6,8 mm).

Die Nabelarterien erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen der *Art. hypogastricae* und sind weiter als die *Iliacae externae.* Es messen in mm: *Aorta* über der Teilung 6,0—7,0; *Iliaca communis* 4,0—5,0; *Umbilicalis* 3,0—4,5; *Iliaca externa* 2,5—3,0. Die *Vena umbilicalis* gibt, bevor sie den *Sulcus transversus hepatis* erreicht, eine Zahl Äste an den linken und den viereckigen Lappen ab und verjüngt sich daher in der linken Leberfurche auffallend. Der *Ductus venosus* misst in mm 2,7—5,0, die *Vena portae* 3,3 bis 5,1, die *Umbilicalis* an der Leber 6,8—10,0, der rechte Ast derselben 4,0 bis 5,5, die *Cava* an der Leber 4,3—7,0 mm.

Geschlechts- u. Harnorgane. Nieren. 6. Geschlechts- und Harnorgane. Die Nieren des reifen Fötus zeichnen sich durch ihre relativ bedeutende Größe und durch ihre höckerige Oberfläche aus, welche mehr oder weniger deutlich die früheren Lappen (*Renculi*) erkennen lässt. Beachtenswert ist auch ihre tiefere Lage, so dass sie unterhalb der 12. Rippe stehen und den Hüftbeinkamm und selbst den Beckeneingang erreichen können. Von den inneren Verhältnissen ist zu erwähnen die geringe Mächtigkeit der Rindensubstanz und der fast ausnahmslose Mangel an Harnsäureablagerungen in den Papillen (Harnsäureinfarkt) bei Neugeborenen, wogegen derselbe zwischen dem 2.—8. Tage nach der Geburt in mindestens $^2/_3$ aller Fälle sich findet.

Gewicht einer Niere 6—10—15 grm; Verhältnis zum Körpergewicht beim Neugeborenen 1 : 82—100, beim Erwachsenen 1 : 225. Dicke der Rindensubstanz 1,80 mm, der Pyramiden 8,31 mm. Farbe der Niere hellrot, der Pyramiden dunkelrot, der Rinde gelblichrot.

Harnblase. Die Harnblase ist meist spindelförmig und entsendet den *Urachus* vom Scheitel selbst und, allmählich sich verengernd, die Harnröhre vom unteren Ende aus, so dass um diese Zeit wohl von einem Halse, nicht aber von einem Grunde die Rede sein kann; doch gibt es Fälle, in denen die hintere Wand schon mehr ausgebuchtet ist als die vordere Wand und der *Urachus* etwas

unter dem Scheitel abgeht. Die Länge des Organes beträgt über 6,3 cm, von denen der größte Teil über der *Symphyse* im Bereiche der Bauchhöhle seine Lage hat. Die Mündung des *Urachus* ist manchmal noch als feinste Öffnung, manchmal in Gestalt eines kleinen vorspringenden Röhrchens, andere Male gar nicht sichtbar. Die *Mucosa* bildet oben Längsfalten, unten mehr unregelmäßige Faltenbildungen. Das *Trigonum* ist undeutlich.

Nebennieren. Die Nebennieren sind immer noch unverhältnismäßig groß, ebenso groß oder nicht viel kleiner als beim Erwachsenen, 4—7 grm schwer. Ihr Verhältnis zur Niere ist 1 : 3—4 (beim Erwachsenen 1 : 14—30). Die Marksubstanz ist rotbraun, die Rinde gelbweiß. Beide Organe und vor allem die rechte Nebenniere besitzen an ihrer vorderen Fläche eine mehr oder weniger vollständige Bekleidung vom *Peritonaeum*.

Weibliche Geschlechtsorgane. Von den weiblichen Geschlechtsorganen sei zunächst der hohe Stand des *Fundus uteri*, der die Symphyse erheblich überragt, und die Lage der Eierstöcke in der *Fossa iliaca* im Bereiche des großen Beckens erwähnt, womit auch die horizontale Lage der *Lig. rotunda* zusammenhängt.

Ovarien. Die Eierstöcke sind lang und schmal und schief quergestellt. Die *Tuben* umgreifen dieselben und zeigen sowohl die *Fimbrien* als die Ampulle. Der Nebeneierstock ist klein.

Uterus. Die im Mittel 2,6—3,6 cm lange Gebärmutter, die übrigens in allen Durchmessern mehr variiert als irgend ein anderes Organ, steht mehr nach vorn und ist in einzelnen Fällen S-förmig, so dass der obere Teil leicht nach vorn umgebogen ist oder selbst leicht anteflektirt (s. m. Angaben und Abbildungen in der Festschrift für Henle 1882). Dieselbe besteht zu $^{2}/_{3}$ oder $^{3}/_{4}$ aus dem Halse, und ist der obere Teil des Organes noch ganz unentwickelt. Ersterer, im Querschnitte cylindrisch, hat dicke Wände, während letzterer viel dünnwandiger und von vorn nach hinten abgeplattet oder im Querschnitte dreieckig mit hinterer mittlerer Kante gefunden wird. Der *Fundus* ist ziemlich scharf, manchmal mit einer leichten Einbiegung. Die *Portio vaginalis* ist groß, bis zu 0,6—1,0 cm lang, ihre vordere Lippe ist ebenso lang oder länger als die hintere Lippe. Oberfläche der Lippen meist mit Falten besetzt. Muttermund unregelmäßig zackig. Höhle des *Cervix* mit zwei ungemein entwickelten *Plicae palmatae*, von denen aus zarte divergierende Längsfältchen in die kurze Höhle des Körpers und Grundes übergehen. In der Höhle des *Cervix* reichlicher glasartiger Schleim. Das Bauchfell überzieht an der vorderen Seite auch einen guten Teil des *Cervix* und ragt hinten oft bis gegen die Mitte der Scheide herab. Am Leistenkanale ist die Ausstülpung desselben, der *Processus vaginalis* oder *Canalis Nuckii*, in der Regel geschlossen.

Vagina. Die Scheide ist lang und weit, oben gerade und am unteren Vierteile in einem rechten Winkel geknickt. Ihre innere Oberfläche ist über und über mit Falten besetzt und außerdem mit einem vorderen und hinteren Längswulste versehen, neben welchen auch zwei schwächere seitliche vorkommen können. Fehlen diese, so laufen die andern unten in je zwei Falten aus, die auch sonst manchmal vorhanden sind.

Hymen. Das *Hymen* ist deutlich die in das *Vestibulum* vortretende Scheidenwand, deren Länge hinten größer ist als vorn.

Äußere Organe. Von den äußeren Genitalien ist erwähnenswert die Länge der Nymphen, die häufig von einer Kommissur zur andern sich erstrecken, und die

im Verhältnis zur Mitte des Fötallebens geringere Entwickelung der *Klitoris. Praeputium* und *Glans clitoridis* sind verklebt. Die BARTHOLINIschen Drüsen sind gut ausgebildet und ihr Gang weit. Bei entwickelteren Neugeborenen ist der ganze Vorhof mit mannigfachen Falten und Krypten besetzt, unter denen oft zwei große zu beiden Seiten der Urethralmündung ihre Lage haben.

Männliche Organe. Hoden.

Von den männlichen Geschlechtsorganen sind die Hoden absolut größer als die Eierstöcke und haben ihren *Descensus* meist vollendet; Hodenparenchym blutreich, oft dunkelrot. Der Scheidenkanal ist, wenn die Hoden im *Scrotum* liegen, meist noch offen, doch kann er auch am Abdominalende zu oder an beiden Enden offen und in der Mitte geschlossen sein.

Die Samenbläschen sind klein und von einfachem Baue, die *Prostata* ziemlich gut entwickelt mit deutlichem Samenhügel, die COWPERschen Drüsen etwa 3 mm groß. Die *Corpora cavernosa* sind blutreich und ihre Muskeln gut ausgebildet. *Glans* und *Praeputium* werden immer in größerer oder geringerer Ausdehnung verklebt gefunden, und fallen bei weit nach vorn reichender Verklebung die Lippen der Urethralmündung durch ihre rote Farbe auf.

Das *Peritonaeum* steigt auch im männlichen Becken scheinbar tiefer herab als später und bekleidet die Samenbläschen und häufig auch die *Prostata* zum Teil. Hierbei stehen die *Plicae Douglasii* am Beckeneingange und bilden wie eine einzige starkgebogene Falte (*Plica recto-vesicalis*, HENLE). Der DOUGLASsche Raum ist somit sehr tief und in der Regel leer, doch sah ich in einem Falle Dünndarmschlingen in demselben.

§ 18.

Embryonalhüllen des Menschen im allgemeinen, Chorion, Amnion, Vesicula umbilicalis, Vera, Reflexa.

Menschliche Eihüllen. Übersicht.

Mit dem Namen Eihüllen, besser Embryonalhüllen, bezeichnet man alle organisirten Häute, welche den Embryo umhüllen und von ihm selbst oder vom Uterus erzeugt werden, und theilt man dieselben in fötale und mütterliche Hüllen ein. Zu den ersteren gehört die Schafhaut, *Amnion*, die seröse Hülle, der Harnsack, *Allantois*, und die aus den beiden letzteren entstehende Zottenhaut, *Chorion*, zu den letzteren die wahre hinfällige Haut, *Decidua vera*, samt der *Placenta uterina*, und die umgeschlagene hinfällige Haut, *Decidua reflexa*. Da ferner die Embryonalhüllen alle Blasenform haben, so dass man sie auch fötale Blasen nennen könnte, so rechnet man auch meist den Dottersack oder das Nabelbläschen zu denselben, obschon dieses Gebilde in keiner Weise als Umhüllung des Embryo dient.

Von den Embryonalhüllen sind die Eihüllen zu unterscheiden, unter welchem Begriff man alle nicht zelligen Umhüllungen zusammenfassen kann, welche das unbefruchtete oder befruchtete Ei vom mütterlichen Organismus erhält.

Bei der Beschreibung der menschlichen Embryonalhüllen geht man am besten von der zweiten Hälfte der Schwangerschaft aus. Öffnet man einen Uterus im 5. oder 6. Schwangerschaftsmonate, so findet man in der Höhle desselben eine umfangreiche Blase, die mit einer Seite an der Wand des Uterus festsitzt und die Höhlung ziemlich erfüllt. Diese Blase, welche den Embryo samt seinen Hüllen oder das, was man immer noch Ei nennt, enthält, die in dem schematischen Durchschnitte Fig. 124 bei *dr* aus einer etwas früheren Zeit dargestellt ist, wird von einer dünnen durchscheinenden Membran, der umgeschlagenen Haut, *Membrana decidua s. caduca reflexa*, gebildet und geht da, wo das Ei festsitzt, einfach in die innere Auskleidung des Uterus über und hängt mit dieser zusammen. Die Höhle des Uterus selbst ist in dieser Periode von dieser Blase und dem Eie schon ganz eingenommen, im 2. und 3. Monate jedoch findet sich zwischen beiden Teilen ein etwelcher mit Schleim angefüllter Zwischenraum (Fig. 127). Die Einmündungsstellen der Tuben sind entweder beide oder bloss eine offen, je nach dem Sitze des Eies; das *Orificium uteri internum* ist ebenfalls offen, der *Canalis cervicis* dagegen durch einen Schleimpfropf, eine Ausscheidung der Gruben der *Plicae palmatae*, verlegt. Die Schleimhaut des Uterus selbst (*dv*) ist in der ganzen Höhle des Körpers des Organes von erheblicher Dicke und eigentümlicher Beschaffenheit und führt jetzt den Namen *Membrana decidua s. caduca vera*, wahre hinfällige Haut. Beide *Membranae deciduae* setzen sich auch auf den Teil des Uterus fort, an dem das Ei durch das Chorion festgewachsen ist, und bilden hier den Mutterkuchen, *Placenta uterina* oder die *Membrana decidua serotina* der Autoren (Fig. 124 *pl u*), die in noch zu schildernder Weise mit der

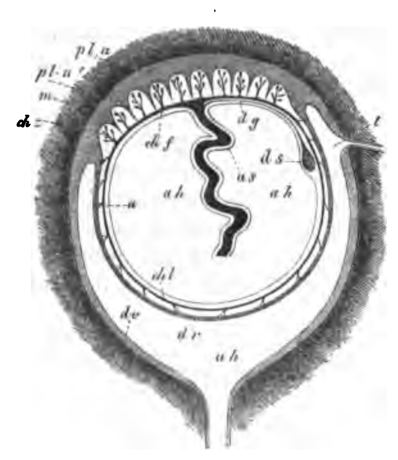


Fig. 124.

Fig. 124. Eihüllen des Menschen *in situ*, schematisch dargestellt. *m* Muscularis des Uterus, nicht ausgezeichnet; *dv Decidua vera; plu Placenta uterina*, äußere Schicht; *plu'* innere Lage derselben mit Fortsätzen zwischen die Chorionzotten *chz* hinein; *dr Decidua reflexa; chl Chorion laeve; chf Chorion frondosum*, mit den Zotten *chz* die *Placenta foetalis* darstellend; *a* Amnion; *ah* Amnionhöhle; *as* Amnionscheide für den Nabelstrang; *dg* Dottergang; *ds* Dottersack; *t* Öffnung einer Tuba; *uh* Höhle des Uterus, zu geräumig dargestellt.

Placenta foetalis, dem Fruchtkuchen, zusammenhängt und mit derselben die Gesamtplacenta oder den Mutterkuchen im weiteren Sinne bildet. Untersucht man das Innere des Eies, so findet man zunächst, dicht anliegend an der *Decidua reflexa* und an der *Placenta uterina*, das Chorion oder die Zottenhaut des Eies, das eine vollkommene Blase bildet. Das Chorion muss jetzt in zwei Teile zerfällt werden, einen Teil, der mit sehr dichten, reich verästelten, baumförmigen Zotten besetzt ist, die *Placenta foetalis* oder das *Chorion frondosum* (*ch f*), und durch diese Zotten aufs innigste mit der *Placenta uterina* zusammenhängt, und einen zweiten Teil, das glatte Chorion, *Chorion laeve* (*ch l*), das glatt zu sein scheint, bei genauerer Besichtigung dagegen auch kleine Zotten zeigt, die jedoch mit Ausnahme des Placentarandes in ziemlich weiten Abständen stehen und wenig verästelt sind und daher auf den ersten Blick dem Auge sich entziehen. Diese Zöttchen haften an und in der *Decidua reflexa* und verbinden diese und das Chorion wie kleine faserige Fäden. Auf das Chorion folgt das Amnion oder die Schafhaut, jedoch befindet sich zwischen beiden Gebilden eine gallertartige Lage, die an Spirituspräparaten wie eine weiße Haut erscheint, die sogenannte *Membrana intermedia* (*Magma réticulé*, VELPEAU), die in den einen Fällen nichts anderes ist als ein eingedickter Rest der ursprünglich in bedeutender Menge zwischen dem Amnion und Chorion befindlichen eiweißhaltigen Flüssigkeit, in andern Fällen dagegen die Natur von gallertiger Bindesubstanz besitzt und dann in sehr verschiedener Menge vorhanden sein kann. Das Amnion kleidet zusammen mit dieser Gallerte die ganze innere Oberfläche des Chorion aus und setzt sich an der Placenta auf den schon ziemlich langen Nabelstrang fort, um so eine Scheide für dieses Gebilde darzustellen, und endigt dann am Nabel in Verbindung mit der Haut des Embryo. An der Insertionsstelle des Nabelstranges an der Placenta findet sich unter dem Amnion wie eine kleine Öffnung, aus welcher der Dottergang (*d g*) hervortritt und zwischen Chorion und Amnion weiter verläuft, um in verschiedener Entfernung von der Insertion des Nabelstranges in den Dottersack oder das Nabelbläschen (*ds*) einzumünden. Die große vom Amnion umschlossene Höhle ist mit dem Fruchtwasser (Schafwasser) erfüllt, in welchem der Embryo frei seine Lage hat.

Zu einer speziellen Beschreibung der Embryonalhüllen übergehend, bei der auch ihr Verhalten am Ende der Schwangerschaft berücksichtigt werden wird, schildern wir zuerst das Chorion. Den wichtigsten Teil desselben, die *Placenta foetalis*, auf später aufsparend, gedenken wir hier nur des *Chorion laeve*. Dasselbe ist eine dünne, weißliche, durchscheinende, bindegewebige Haut ohne Blutgefäße, die durch spärliche,

Chorion laeve.

wenig verästelte, kürzere oder längere Zöttchen, deren Menge in der Nähe des Placentarandes am bedeutendsten ist und die natürlich auch gefäßlos sind, mit der Reflexa verbunden erscheint, jedoch ziemlich gut von derselben sich trennen lässt. Bezüglich des Baues besteht das *Chorion laeve* aus einer Bindesubstanz mit sternförmigen und spindelförmigen Zellen, die je länger je mehr die Natur des faserigen Bindegewebes annimmt und am Ende der Schwangerschaft wirklich diesen Namen verdient. An der äußeren Fläche der Haut befindet sich in den mittleren Monaten der Schwangerschaft ein Pflasterepithel, welches auch noch am Ende der Schwangerschaft vorhanden ist und in den meisten Fällen eine mehrschichtige Lage darstellt, deren Zellen gewöhnlich in mehr oder weniger weit vorgeschrittener Fettmetamorphose sich finden. Mehrschichtig ist auch nach meinen Erfahrungen das Epithel auf den Zotten des *Chorion laeve*, und zwar stellenweise so verdickt, dass dasselbe aus vielen Lagen von Zellen besteht. Mit der Reflexa ist übrigens das Epithel des *Chorion laeve* so innig verbunden, dass selbst auf feinen Durchschnitten die Grenzen desselben nicht immer mit Sicherheit wahrnehmbar sind. Um so deutlicher ist dasselbe an Flächenansichten, und verdient mit Hinsicht auf das Epithel der Zotten des *Chorion frondosum* Erwähnung, dass die Zellen hier äußerst scharf gezeichnet sind. LANGHANS beschreibt am gesamten Chorion eine besondere, unter dem Epithel gelegene »Zellschicht«, von der er vermutet, dass sie aus der Hautplatte der serösen Hülle sich entwickele. Da jedoch diese Hautplatte nur im Bereiche des Amnion sich findet und die übrige seröse Hülle ihr Bindegewebe von der Allantois erhält, so ist diese Hypothese nicht annehmbar. Im übrigen scheint mir die LANGHANSsche »Zellschicht« eine verschiedene Bedeutung zu haben. Am *Chorion laeve* ist es ein Teil dessen, was ich als Epithel ansehe, an der *Membrana chorii* und an den Zotten einfach ein Teil der Bindesubstanz derselben. An den Zotten soll diese Lage nur in den frühesten Zeiten einen deutlich zelligen Charakter zeigen, in den letzten Monaten der Graviditat dagegen nicht mehr erkennbar sein mit Ausnahme einzelner verdickter Stellen (LANGHANS, Über die Zellschicht des menschl. Chorion in der Festschrift für HENLE 1882).

Auf das Chorion folgt nach innen das obenerwähnte Gallertgewebe, das unmöglich auf den Namen einer Haut Anspruch machen kann und am besten als Teil des Chorion aufgefasst wird. Wenn dasselbe in einigermaßen größerer Menge vorhanden ist, so zeigt es die Organisation des gallertartigen Bindegewebes und besteht aus mannigfach gestalteten sternförmigen Zellen mit gallertartiger Zwischensubstanz und auch aus vereinzelten Faserbündeln und amöboiden Zellen (WINKLER).

Amnion. Das Amnion zeigt an der der Höhlung zugewendeten Seite ein

Epithel, das am Nabelstrange geschichtet (mit 2—5 Lagen), in den übrigen Gegenden einfach ist und hier meist Pflasterzellen, zum Teil auch Cylinderzellen zeigt. Der übrige Teil der Haut besteht aus einer dünnen Lage Bindesubstanz, die wesentlich ebenso sich verhält wie die des Chorion und am fötalen Ende des Nabelstranges, d. h. 7—9 mm vom Nabel entfernt, unmittelbar in die Cutis das Embryo sich fortsetzt. An der Übergangsstelle des Amnion auf den Nabelstrang finden sich in wechselnder Menge die sogenannten Karunkeln, einfache Epithelwucherungen mit verhornten oberen Zellen von kegelförmiger oder plattenförmiger Gestalt bis zu 2 und 3 mm Breite.

Liquor amnii.

Die Höhle des Amnion enthält das Amnionwasser oder Fruchtwasser, welches, was seine Menge anlangt, bei verschiedenen Individuen und in verschiedenen Zeiten der Schwangerschaft verschieden sich verhält. Letzteres anlangend, so ist der *Liquor amnii* im 5. und 6. Monate am reichlichsten und kann bis zu 1 Kilo betragen, gegen Ende der Schwangerschaft nimmt derselbe wieder ab und ist meist nur noch zu etwa $1/2$ Kilo vorhanden. Die chemischen Verhältnisse anlangend, reagirt das Fruchtwasser alkalisch und verhält sich im allgemeinen wie ein verdünntes Blutserum mit 1 % fester Teile beim reifen Embryo, wogegen dasselbe in früheren Monaten etwas konzentrierter ist. Von organischen Materien hat man immer Eiweiß gefunden, außerdem Harnstoff (0,026—0,059 % am Ende der Graviditat), unzweifelhaft von den Nieren abstammend, und Traubenzucker besonders bei Herbivoren.

Herkunft des *Liquor amnii.*

Die Herkunft des Fruchtwassers anlangend, so beweisen die eierlegenden Vögel und Reptilien, die ein Amnion und Amnionwasser besitzen, unwiderleglich, dass der *Liquor amnii* vom Fötus gebildet werden kann, und ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass dies auch beim Menschen geschieht. Die Quellen wären in diesem Falle einmal die Haut, die namentlich bei jungen Embryonen ungemein gefäßreich ist, und zweitens die Nieren, für deren Beteiligung das Vorkommen von Harnbestandteilen im *Liq. amnii* spricht, und dann der Umstand, dass, wenn pathologisch die Entleerung des Harns unmöglich ist, Krankheiten der Harnwege entstehen (Virchow). Mit dieser Annahme soll jedoch nicht gesagt sein, dass nicht auch der mütterliche Organismus an der Bildung des Fruchtwassers sich beteilige, ebenso wie schon die Bildung der Flüssigkeit in der Keimblase von demselben abhängt, und werden für diese Annahme auch die pathologischen Fälle von Hydropsien des Amnion (Hydramnion) aufgeführt und eine Anzahl Experimente beim Menschen und Tieren, bei denen der Mutter einverleibte Substanzen wohl im Fruchtwasser, aber nicht im Harne oder in den Nieren des Fötus sich vorfanden. Hierbei wäre meiner Meinung nach vor allem an die reich-

lichen Gefäße der *Decidua vera* zu denken, die von dem Zeitpunkte des Verklebens der beiden *Deciduae* an (s. unten) in eine sehr günstige Lage kommen, um der vermuteten Funktion vorzustehen.

Dottersack.

Der Dottersack oder das Nabelbläschen, *Vesicula umbilicalis*, ist im 4. und 5. Monate noch ein ganz deutliches rundliches Gebilde von weißer Farbe, das 7—9—11 mm im Durchmesser besitzt und zwischen Amnion und Chorion in der Gegend der Placenta, jedoch meist ziemlich entfernt von der Insertionsstelle des Nabelstranges gegen den Rand der Placenta zu oder außerhalb derselben seine Lage hat. Dieses Bläschen, welches im Innern eine geringe Menge von Feuchtigkeit enthält, deren Natur unbekannt ist, besteht aus einer bindegewebigen Hülle und einem deutlichen Pflasterepithel mit fetthaltigen Zellen, zeigt häufig noch Blutgefäße, die *Vasa omphalo-mesenterica*, und bemerkenswerterweise an seiner inneren Oberfläche kleine gefäßhaltige Zotten, die an die gefäßhaltigen Vorsprünge des Dottersackes tiefer stehender Wirbeltiere erinnern, ohne deren Bedeutung zu besitzen. Ein Stiel ferner, der, soweit er freiliegt, den Dottergang noch erkennen lässt, verbindet das Nabelbläschen mit dem Nabelstrange, in dem dann die *Vasa omphalo-mesenterica*, wenn sie noch vorhanden sind, weiter bis zum Embryo verlaufen.

Am Ende des Fötallebens ist der Dottersack immer noch, so zu sagen ohne Ausnahme, vorhanden (B. Schultze). Derselbe misst jetzt 4—7 mm, liegt meist außerhalb des Bereiches der Placenta, oft weit von derselben entfernt und haftet gewöhnlich am Amnion. Auch der *Ductus omphalo-mesentericus* und in selteneren Fällen die Dottersackgefäße sind um diese Zeit noch nachzuweisen. Im Innern des Dottersackes finden sich jetzt Fett und kohlensaure Salze in wechselnder Menge.

Decidua vera.

Von den mütterlichen Eihüllen kleidet die *Decidua vera*, um mit dieser zu beginnen, nicht bloß die gesamte Höhle des eigentlichen Uteruskörpers aus, soweit dieselbe nicht von der Placenta eingenommen wird, sondern geht an den Öffnungen des Uterus auch in die Schleimhäute des Cervix und der Eileiter über, in welcher Beziehung jedoch zu bemerken ist, dass an letzteren — von denen übrigens, wie erwähnt, die eine Öffnung durch die Placenta verlegt sein kann — der Übergang ganz allmählich sich macht, wogegen am *Os uteri internum* die *Decidua vera* meist ziemlich scharf gegen den Cervix abgesetzt und mit einem ganz unregelmäßig zackigen, wulstigen Rande aufhört, der selbst etwas von der Uteruswand sich abheben kann und dann wie eine gesonderte Mündung der *Decidua* erscheint (der Decidualring der Geburtshelfer). Ihrer Natur nach ist die *Decidua vera* nichts anderes als die umgewandelte Schleimhaut des Uterus. Im 4. Monate ist dieselbe nur noch 1—3 mm dick, während sie im 3. Monate bis zu 4—7 mm beträgt, so

dass um diese Zeit ungefähr $^1/_4$—$^1/_3$ der Dicke der Gesamtwand des Uterus auf ihre Rechnung kommt. Nichtsdestoweniger ist die *Vera* auch im 4. Monate noch sehr gefäßreich, und bemerkt man an ihrer inneren Oberfläche bei frischen Objekten eine große Menge von Gefäßverästelungen und unter diesen besonders weite Venensinus, die am Rande der Placenta, da, wo die *Decidua vera* in die Reflexa übergeht, am entwickeltsten sind und durch zahlreiche Anastomosen wie einen ringförmigen Sinus, den Randsinus der Placenta, bilden, aber auch an den übrigen Gegenden nicht fehlen. Das Gewebe der *Decidua vera* anlangend, so ist in betreff der Oberfläche sicher, dass das frühere Flimmerepithel des Uterus nicht mehr vorhanden ist (bei Säugern hat Bonnet wohl das Epithel, aber ohne Wimpern gefunden). Im Innern der *Decidua* findet man verschiedene Elemente, vor allem eine mehr amorphe Grundsubstanz, die alle andern Elemente trägt, unter denen neben den zahlreichen Gefäßen und umgewandelten Drüsen runde und spindelförmige Zellen bei weitem die Hauptsache ausmachen. Die runden sogenannten Decidualzellen sind schön und groß (bis zu 30—40 μ), mit scharfen Konturen, wie wenn sie eine besondere Membran besäßen, und mit deutlichen Kernen und Kernkörperchen. Anfangs die einzigen zelligen Elemente des Decidualgewebes, wandelt sich später ein guter Teil der Decidualzellen in Spindel- oder Faserzellen um, welche man schon am Ende des ersten Monates neben denselben findet, und zwar sind es vor allem die Zellen der tieferen Schichten der Decidua, die diese Umwandlung erleiden, während die Elemente der oberflächlichen Lagen vorwiegend rund bleiben. Die genannten Faserzellen sind ausgeprägte spindelförmige Zellen von verschiedener Form und Größe, alle mit deutlichen, rundlichen oder länglichrunden Kernen, neben denen nach und nach auch eine mehr oder weniger deutlich faserige Grundsubstanz auftritt.

In betreff der nicht unwichtigen Frage, ob die *Decidua vera* Uterindrüsen besitze, haben die Bemühungen zahlreicher Forscher folgendes ergeben:

1) Die Uterindrüsen erleiden in den ersten Monaten der Schwangerschaft eine ungemeine Vergrößerung und werden einerseits sehr lang und schlängeln sich, anderseits erweitern sie sich auch und werden buchtig. An einem *Uterus gravidus* der ersten Woche, der mir vor kurzem zur Beobachtung kam, fand ich auch, dass die Enden der Uterindrüsen tief in die *Muscularis* eindrangen, was in Rücksicht auf die Regeneration der Mucosa nach der Geburt alle Beachtung verdient.

2) An dieser Zunahme beteiligen sich ursprünglich alle Teile der

Drüsen gleichmäßig, bald jedoch beschränkt sich die Vergrößerung mehr auf die mittleren und oberen Teile, während die blinden Enden nur wenig zunehmen. In diesem Stadium, das im 2. Monate beginnt und bis zum 5. und 6. Monate anhält, wird die Oberfläche der Decidua durch die kolossal erweiterten Drüsenmündungen siebförmig, ebenso die folgenden Lagen bis zu einer gewissen Tiefe porös, während die mittleren und unteren Lagen bis nahe an die Muskellage heran ein ausgesprochen spongiöses Ansehen gewinnen. In der oberen oder Zellenschicht sind es besonders die oben geschilderten Decidualzellen, die, lebhaft sich vermehrend und auch sich vergrößernd, die große Flächenzunahme der Haut besorgen, und weniger die Drüsen, welche dadurch auch in weitere Abstände voneinander zu stehen kommen. In der spongiösen Lage dagegen sind es umgekehrt die Drüsen, die ungemein sich vergrößern, und fehlt ein mit gleicher Energie wachsendes Element in der Zwischensubstanz, in der die Spindelzellen vorwiegen.

3) In den letzten Monaten der Schwangerschaft, sobald einmal die Vera mit der Reflexa verklebt ist und beide Häute zusammen immer dünner werden, verstreichen nicht nur die Drüsenkanäle und Räume in der Zellenschicht der Vera immer mehr, sondern es verödet auch der obere Teil derer der spongiösen Lage, so dass nur noch der tiefere Teil dieser Schicht in seinen früheren Verhältnissen sich erhält. Die blinden Drüsenenden sind in dieser Zeit immer noch in früherer Weise vorhanden.

4) Die umgewandelten Drüsen zeigen in allen Stadien der Schwangerschaft noch in einzelnen Teilen Epithel, und lässt sich als Gesetz aufstellen, dass dasselbe von der Oberfläche gegen die Tiefe schwindet. Die Drüsenräume der Decidua werden an gut erhaltenen Präparaten stets leer gefunden und führen wohl im Leben Flüssigkeit, über deren Natur keine Thatsachen Aufschluss geben. Etwas der sogenannten Uterinmilch der Säugetiere Ähnliches, welche nach Bonnet wesentlich aus lymphoiden, in die Uterindrüsen einwandernden Zellen besteht, habe ich beim Menschen nie gesehen, obschon die Decidua mehr oder weniger lymphoide Zellen enthält (s. Bonnet, Die Uterinmilch 1882).

Decidua reflexa.

Die *Decidua reflexa* ist an ihrer äußeren, der Uteruswand zugekehrten Oberfläche glatt und in der Mitte der Schwangerschaft ohne Epithel; die innere Oberfläche dagegen ist mit dem Chorion laeve verklebt und nimmt die Zotten desselben auf. Gefäße fehlen der 0,5—1,0 mm dicken Haut in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft in der Regel ganz, und Drüsenreste finden sich nur an der Umbiegungsstelle in die Vera.

Das Gewebe der Reflexa stimmt so ziemlich mit dem der Vera über-

ein, nur sind ihre Elemente mehr abgeplattet und epithelähnlich, blasenförmige große Zellen dagegen spärlicher.

Gegen das Ende der Schwangerschaft, vom 6. Monate an, werden beide Deciduae miteinander verklebt und zugleich so verdünnt gefunden, dass sie an der Nachgeburt nur eine einzige dünne Haut darstellen. Natürlich ist hiermit auch jeder Zwischenraum zwischen Ei und Uteruswand verschwunden, und füllt das Ei den Uterus ganz aus. Untersucht man von außen nach innen die Schichten eines hochschwangeren Uterus, so stößt man nach Durchschneidung der sehr verdünnten Muskelhaut auf ein $^1/_2$—1 mm dickes, gelblichweißes, außen schwammiges, innen faserig blätteriges Häutchen, und dieses, welches von den beiden Deciduae gebildet wird, führt durchschnitten gleich zum Chorion und Amnion.

Anmerkung. Als Kuriosum sei erwähnt, dass Ercolani in allen seinen in manchen Beziehungen so verdienstlichen Arbeiten an der Behauptung festhält, die *Decidua vera* sei eine Neubildung und entstehe nicht durch eine Umbildung der *Mucosa uteri*.

§ 19.

Placenta. Nabelstrang.

Placenta.

Die Placenta, als Ganzes genommen, ist ein sehr weiches und blutreiches Gebilde von Scheiben- oder Kuchenform, in der Mitte der Schwangerschaft von 10—13 cm Durchmesser, am Ende derselben von 16—21 cm Größe und etwa 3—4 cm Dicke. Man unterscheidet an ihr eine konvexe uterine und eine konkave embryonale Fläche und kann dieselbe behufs der Beschreibung in den mütterlichen und den fötalen Teil, Mutterkuchen und Fruchtkuchen, sondern, die beide in der Mitte der Schwangerschaft aufs innigste miteinander vereinigt sind, jedoch bis zum 3. Monate voneinander sich trennen lassen.

Placenta foetalis.

Die *Placenta foetalis* wird, wie schon früher angegeben, von dem Teile des Chorion gebildet, der ursprünglich der Uteruswand zugewendet ist, und an dieser Stelle zeigt sich eine ungemeine Entwickelung der Chorionzotten; hier allein breiten sich auch die sogenannten Placentargefäße, die *Arteriae* und die *Vena umbilicalis*, aus. Die an der fötalen, vom Amnion bekleideten Seite des Fruchtkuchens gelegene Membran des Chorion ist eine ziemlich feste, glatte, weißlich durchscheinende Haut, an welche der Nabelstrang sich ansetzt und in welcher die größeren, an der fötalen Seite vorspringenden Verästelungen der Umbilikalgefäße liegen, um dann von hier aus in die Stämme der Chorionzotten einzutreten. Diese Stämme gehen von der *Membrana chorii* ab und bilden durch ihre zahlreichen Verästelungen eine ziemlich dichte und zu-

sammenhängende, frisch rötliche Masse, die bei weitem die Hauptmasse der ganzen Placenta bildet und für sich allein, getrennt von der *Placenta uterina*, nach außen eine hügelige gelappte Oberfläche darbieten würde. Die Stämme der Chorionbäumchen sind an verschiedenen Placenten der Zahl und Dicke nach so verschieden, dass sich kaum etwas Allgemeines über dieselben sagen lässt, und dasselbe gilt auch von ihren Verästelungen, in betreff welcher die Bemerkung genügt, dass dieselben an jedem Bäumchen ungemein zahlreich sind, ferner nach allen Richtungen abgehen und schon in der nächsten Nähe der *Membrana chorii* beginnen. Die gröberen Zweige gehen entweder durch wiederholte Zweiteilungen aus den Ästen erster Ordnung hervor, oder dieselben treten unter rechten Winkeln von den Stämmen und großen Ästen ab, und Ähnliches findet sich auch bei den feineren Verästelungen. Sehr bezeichnend sind übrigens für diese letzteren viele von den feineren Ästchen und Zweigelchen unter rechten Winkeln abgehende kurze, einfache oder wenig geteilte Ausläufer, so dass manche Zweige in großer Ausdehnung nur von solchen besetzt sind. Die letzten Enden der Bäumchen zerfallen in freie Ausläufer und in solche, welche in die *Placenta uterina* sich einsenken. Die freien Ausläufer finden sich in allen Höhen der Placenta und sind der Gestalt nach fadenförmig, walzenförmig, birnförmig und selbst keulenförmig, ferner entweder gerade oder geknickt und gebogen, endlich gestielt oder unmittelbar aus den letzten Ästen hervorgehend. Die Menge dieser Ausläufer, deren Breite 57—114 μ beträgt, ist so ungemein groß und ihr Ineinandergreifen so mannigfach, dass sie für sich allein fast das ganze innere Gewebe der Placenta erzeugen und auf jeden Fall nur enge spaltenförmige Lücken zwischen sich lassen, deren mutmaßlicher Inhalt später besprochen werden soll.

Eine zweite Art von Ausläufern, die bereits ERCOLANI gesehen zu haben scheint (Mem. d. Acc. di Bologna, 1868, S. 336, Fig. III, T. 10, zitiert bei Romiti, Lezioni di Embryol., S. 169), ist in neuerer Zeit von LANGHANS genau beschrieben worden. Dieselben, die ich Haftwurzeln nenne, sind feinere und gröbere Ausläufer der Stämme der Chorionbäumchen in einer Dicke bis zu 1 mm, welche ungeteilt oder einige Male verästelt bis zur *Placenta uterina* reichen und dann in diese sich einsenken, um, frei von Epithel, mit dem Gewebe derselben so innig sich zu vereinen, dass selbst ein starker Zug die Verbindung nicht löst. Am zahlreichsten sind die Haftwurzeln an den Scheidewänden mütterlichen Gewebes, die tief zwischen die Gruppen von Zotten, die sogenannten Kotyledonen, sich einsenken, woselbst viele derselben ganz wagerecht verlaufen, und am dicksten und noch immer zahlreich genug

finden sich dieselben in den mittleren Teilen der Kotyledonen, wo sie wie senkrechte Pfeiler zwischen den Stämmen der Chorionbäumchen und der mütterlichen Placenta ausgebreitet sind. Alle als Haftwurzeln endenden Äste der Chorionbäumchen geben übrigens in ihrem ganzen Verlaufe feinere Zweige ab, die in gewöhnlicher Weise sich verzweigen und frei enden.

Bezüglich auf den Bau, so verhält sich der Placentarteil des Chorion im wesentlichen ebenso wie das übrige Chorion und besteht aus einer äußeren, alle Teile überziehenden Epithellage und einer inneren, dem Embryo zugewendeten bindegewebigen Haut. Dieselben Bestandteile setzen auch die Chorionbäumchen zusammen, und zwar besteht jedes derselben in allen seinen Teilen aus einer inneren bindegewebigen Achse und einem äußeren, 7—11 μ dicken Pflasterepithel von mehr kleineren Zellen, dessen Elemente in sehr verschiedenen Graden der Deutlichkeit zur Anschauung kommen. An frischen Zotten und vor allem an den Zottenspitzen erkennt man häufig keine Zellengrenzen, und erscheint das Ganze nur wie ein feinkörniger Überzug mit zahlreichen kleineren runden oder länglichrunden Kernen, wogegen an den Stämmen der Bäumchen, an der *Membrana chorii* und namentlich an nicht ganz frischen Placenten die Zusammensetzung aus Zellen oft deutlich zu sehen ist. Gewisse Epithelialgebilde der Zotten zeigen in keinem Falle Zellengrenzen, und zwar die sogenannten Epithelialsprossen. Mit diesem Namen bezeichnet man Wucherungen des Epithels von sehr verschiedener Form und Größe, die vor allem an den letzten Ausläufern der Bäumchen endständig oder seitenständig, aber auch an den sie tragenden Zweigelchen sich finden. Diese Sprossen, meist von Warzen-, Walzen- oder Keulenform, bestehen aus dem feinkörnigen Protoplasma der Epithelzellen mit einer bald größeren, bald geringeren Anzahl von Kernen, die haufenweise beisammen liegend das Innere einnehmen, so dass auf den ersten Blick klar wird, dass diese Fortsätze des Epithels nicht aus getrennten Zellen bestehen. Da nun ferner die Epithelialsprossen häufig mit breiter Basis aus dem Epithel hervorgehen, so folgt weiter, dass auch das Epithel selbst an diesen Stellen nicht aus getrennten Zellen besteht.

Das Bindegewebe der Zottenbäumchen ist in den Stämmen derselben derber, fester, mehr fibrillär, in den feineren Verästelungen weicher und selbst gallertartig. In allen Teilen enthält dasselbe eine gewisse Menge spindelförmiger, auch wohl sternförmiger Zellen, von denen die letzteren besonders in den weicheren Teilen sich finden und hier oft zierliche Netze mit mehr homogener Zwischensubstanz bilden.

In jedes Chorionbäumchen tritt ein Ast der einen oder der andern

Arteria umbilicalis herein und aus jeder Zotte kommt eine Vene heraus, die in eine Wurzel der *Vena umbilicalis* übergeht, und diese Gefäße verästeln sich nun bis in die letzten Ausläufer hinein. Arterien und Venen gehen in diesen durch Haarröhrchen einfach schlingenförmig oder unter Bildung einiger Anastomosen ineinander über und außerdem finden sich auch in den Stämmen zahlreiche Kapillarnetze (Fig. 125). Aus dem Gesagten folgt, dass das Gefäßsystem des Embryo, insoweit es in die Placenta eingeht, ein vollkommen geschlossenes ist; auch verdient Beachtung, dass in den letzten Enden der Chorionbäumchen die Gefäße eine sehr oberflächliche Lage haben und sozusagen dicht unter dem Epithel liegen.

Anmerkung. ERCOLANI behauptet in allen seinen Arbeiten mit einer einer besseren Sache würdigen Zähigkeit, das Epithel der Chorionzotten habe im Anfange und am Ende der Schwangerschaft eine verschiedene Bedeutung. Dort gehöre es dem Fötus, resp. der serösen Hülle an und hier stelle es einen Teil des mütterlichen Organismus, resp. der *Placenta uterina* dar. Zwischen diesen beiden Zuständen finde sich ein mittlerer, in dem die Zotten ein doppeltes Epithel besäßen, ein äußeres mütterliches uud ein inneres fötales, von denen dann letzteres schwinde. Schade, dass niemand dieses doppelte Epithel zu demonstrieren imstande war und dass das Epithel in allen Stadien der Graviditat wesentlich gleich beschaffen ist und z. B. zu allen Zeiten Epithelialsprossen aufweist.

Placenta uterina.

Viel schwieriger als der fötale Anteil der Placenta ist der mütterliche Teil zu erforschen. Betrachtet man eine in regelrechter Weise vom Uterus gelöste Placenta von ihrer konvexen oder Uterinfläche, so findet man, dass sie an dieser Fläche wie in eine gewisse Anzahl von unregelmäßigen, rundlich-polygonalen Abteilungen oder Lappen, die sogenannten Kotyledonen der Placenta, zerfällt. Diese Kotyledonen werden von den Zotten des Chorion gebildet, die gruppenweise dadurch zusammengehalten werden, dass der mütterliche Anteil der Placenta in bestimmter Weise von der Uterinseite her sie umgibt und zwischen dieselben eindringt (Fig. 123). Es liegen nämlich an der Uterinseite einer natürlich losgelösten Placenta die Chorionzotten nicht frei, vielmehr sind dieselben immer von einem Teile der mütterlichen Placenta bedeckt, der jedoch kaum mehr als 0,5—1,0 mm

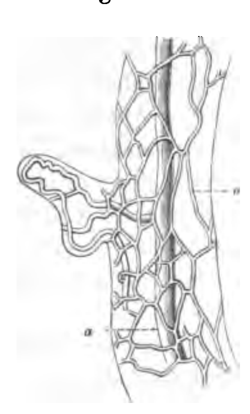


Fig. 125.

Fig. 125. Ein Teil eines injizierten Ästchens einer Chorionzotte. Nach ECKER *Icon. phys.* Erklärung zu Tafel XXVIII. *a* Hauptgefäßstamm; *n* Kapillaren des oberflächlichen Netzes. Die Vene ist nicht dargestellt.

Dicke hat und, wenn er gut erhalten ist, als eine zusammenhängende Haut erscheint, die den fötalen Teil der Placenta bedeckt und am Rande in die Vera und Reflexa sich fortsetzt.

Diese Haut, die ich mit ihren Fortsetzungen in die Placenta hinein *Pars caduca placentae uterinae* oder *Decidua placentalis* nennen will, ist nur der innerste Teil der eigentlichen *Placenta uterina*, während der äußere mächtigere Teil dieser Lage, die die *Pars non caduca s. fixa placentae uterinae* heißen mag, bei der Lösung der Placenta beim Gebärakte auf der Muskelhaut sitzen bleibt. Beide diese Lagen zusammen entsprechen der *Decidua vera* und zeigen auch ursprünglich dieselben Strukturverhältnisse wie diese, namentlich auch Drüsen. Später jedoch und zwar schon gegen die Mitte des Fötallebens verkümmern unter gleichzeitiger mächtiger Entwickelung der Blutgefäße an dieser Stelle die schlauchförmigen Drüsen, so dass zuletzt wesentlich nur eine weiche, gefäßreiche Bindesubstanz zurückbleibt. Nichtsdestoweniger kann man auch noch an der *Placenta uterina* aus der zweiten Hälfte der Schwangerschaft ein *Stratum spongiosum* als Homologon der Drüsenlage der Vera und ein *Stratum cellulosum* unterscheiden, mit dem Bemerken jedoch, dass wohl erhaltene Drüsenreste nach meinen Erfahrungen um diese Zeit in der *Placenta uterina* wenigstens nicht immer zu treffen sind.

Decidua placentalis.

Die Beziehungen der *Placenta uterina* zu den Chorionzotten anlangend, so ergibt sich, dass die *Decidua placentalis* mit stärkeren und schwächeren Fortsätzen zwischen die Kotyledonen sich hinein erstreckt und wie Scheidewände zwischen denselben bildet, welche Fortsätze alle untereinander zusammenhängen und mehr oder weniger tief in die *Placenta foetalis* oder zwischen die Chorionzotten eindringen. In der Regel erreichen diese Fortsätze, die ich die *Septa placentae* nenne, die innersten Teile der *Placenta foetalis* oder die *Membrana chorii*, von der die Stämme der Chorionbäumchen ausgehen, nicht, obschon manche derselben bis nahe an das Chorion heranreichen; doch gibt es in jeder Placenta eine Gegend und zwar die Randteile, wo dies regelrecht geschieht und die Septa den ganzen Fruchtkuchen durchdringen und bis zum Chorion sich erstrecken, wo sie in einer an der fötalen Fläche der Placenta befindlichen Lage der *Decidua placentalis* enden, auf die ich gleich zurückkommen werde. Genauer untersucht, lassen sich die Septa meist leicht in zwei Blätter spalten, von denen je eins einem Kotyledon angehört, und zwischen diesen finden sich dann in verschiedenen Höhen mütterliche Blutgefäße, von denen noch weiter die Rede sein soll. Teilungen der Septa in ihrem Verlaufe in die Tiefe scheinen nicht vorzukommen, oder sind wenigstens selten, und würde somit die *Placenta uterina*, wenn man sich die Chorionzotten alle wegdenkt, an ihrer fötalen Oberfläche

Septa placentae.

eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Bienenwabe haben, deren Fächer — an Zahl den Kotyledonen gleich — tief und mannigfach zusammenfließend wären. Zur Vervollständigung des Bildes hätte man jedoch weiter sich vorzustellen, dass auch der Grund dieser großen Fächer noch leicht uneben ist, indem die *Decidua placentalis* auch über jedem Kotyledon mit mannigfachen kleinen Unebenheiten gegen das Chorion vortritt.

Ich erwähnte vorhin einer subchorialen Lage der *Decidua placentalis* und habe nun diese noch wenig gekannte Bildung zu beschreiben. Löst man an einer frischen Nachgeburt in der Nähe des Randes der Placenta und gegen diese fortschreitend das *Chorion laeve* von den Deciduae ab, so überzeugt man sich leicht, dass diese Häute am Rande der Placenta auch auf die fötale subchoriale Fläche dieser übergehen, und gelingt es, wenn man auch die Membran des *Chorion frondosum* unter sorgfältigem Abschneiden der Stämme der Chorionbäumchen abhebt, eine mütterliche Haut auf eine Strecke von 2—3 cm und mehr unter dem Rande der Placenta zu verfolgen. Genauer bezeichnet, gehen von der Gegend des Randsinus der Placenta aus, der an der Grenze der Vera und Reflexa und der *Decidua placentalis* seinen Sitz hat, zwei mütterliche Lagen auf die Placenta über, einmal die die Kotyledonen der Placenta bekleidende, oben schon erwähnte Lamelle (Basalplatte, Winkler), die ich *Decidua placentalis sensu strictiori* heiße, und dann die unter dem Chorion hinziehende Lage (Schlussplatte, Winkler), die *Decidua placentalis subchorialis*. Beide diese Lagen stehen durch die *Septa placentae* in Verbindung, und sind daher hier die Kotyledonen ganz und gar von mütterlichem Gewebe umgeben.

Decidua subchorialis.

Feinerer Bau der *Placenta uterina.*

Ich komme nun zur Betrachtung der feineren Strukturverhältnisse der *Placenta uterina*. Was das Gewebe der *Placenta uterina* anlangt, so stimmt dasselbe mit dem der Deciduae im wesentlichen überein, und besteht nur insofern eine Verschiedenheit beider, als in der *Placenta uterina* eine Zellenform sich findet, die in der *Decidua vera* und *reflexa*, auch wenn sie vorkommen mag, doch auf jeden Fall selten ist, nämlich im Mittel 37—76 μ große, in den Extremen bis zu 0,13 mm ansteigende runde Zellen mit zahlreichen runden Kernen von 15—19 μ. Diese Riesenzellen oder vielkernigen Zellen finden sich vor allem in der *Decidua placentalis* und in den Septa, fehlen jedoch auch in den äußeren Schichten nicht, in denen jedoch lange, breite Spindelzellen zum Teil mit mehrfachen Kernen und kleinere runde Zellen vorwiegen, von denen eine kleinste Art als farblose Blutzellen angesprochen werden darf. Den Rest des Gewebes bildet eine bald spärlicher, bald reichlicher vorkommende Zwischensubstanz, in älteren Placenten stellenweise von deutlich fibrillärer Natur, wie vor allem in den innersten Lagen gegen

die Zotten zu und in den Septis, wo dieses Gewebe die Riesenzellen in größeren und kleineren Nestern enthält, jedoch allerdings in verschiedenen Placenten einen sehr verschiedenen Grad der Entwickelung zeigt.

Blutgefäße der *Placenta uterina.*

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Gefäße der *Placenta uterina*. An einer injizierten oder sonst einfach präparirten Placenta lassen sich von der Seite des Uterus her ohne Schwierigkeit zahlreiche spiralig gewundene Arterien nachweisen, welche in den äußeren Teil der *Placenta uterina* eindringen, und noch leichter überzeugt man sich, dass diese Schicht auch eine übergroße Menge weiter und vielfach verbundener Venen enthält. Geht man weiter nach innen und untersucht man den Teil der mütterlichen Placenta, welcher bei der Geburt abgestoßen wird, so zeigt sich, dass an der Uterinfläche dieser *Decidua placentalis* Fortsetzungen der genannten Arterienstämmchen vorkommen, die immer noch stark gewunden und getragen von dem Gewebe der Decidua ins Innere dringen. Diese Gefäße sind jedoch nicht die unveränderten Fortsetzungen der Arterien der Muscularis, vielmehr ergibt sich mit Hilfe des Mikroskopes leicht, dass dieselben außer einer Endothellage kaum mehr eine besondere Wand besitzen, indem eine nach außen von dieser Zellenschicht befindliche dünne, längsstreifige Bindesubstanz gegen das Gewebe der *Decidua placentalis* nicht scharf abgegrenzt ist. Namentlich fehlen Muskelfasern und elastische Elemente ganz, und unterscheiden sich somit diese Gefäße im Baue kaum von den gleich zu beschreibenden Venen. Aus diesem Grunde sind diese Arterien auch nur sehr schwer weiter ins Innere zu verfolgen; immerhin führen sowohl Injektionen als auch sorgfältige Präparationen an noch mit Blut gefüllten solchen Gefäßen zu dem übereinstimmenden Ergebnisse, dass dieselben, ohne Kapillaren zu bilden, nach wenigen Verästelungen von den Septa der Kotyledonen aus in buchige Räume ausgehen, die zwischen den Verästelungen der Chorionbäumchen sich befinden und die ganze *Placenta foetalis* durchziehen. Was so für die Arterien gilt, passt auch für die Venen. In den inneren Teilen der Placenta gegen den Embryo zu ist keine Spur von Venen zu sehen; dieselben treten erst in den Gegenden der Arterien und am Rande des Organes auf, und zwar in folgender Weise.

Venen der *Placenta uterina.*

Um die Placenta herum, zum Teil noch im Bereiche derselben, zum Teil schon in der *Decidua vera* findet sich eine Art weiten Randgefäßes, der sogenannte Venensinus der Placenta oder der ringförmige Sinus, der an der einen Seite viele Nebenwurzeln aus der Placenta bezieht, auf der andern Seite durch zahlreiche Abzugskanäle zu den Venen des tieferen Teiles der Vera und der Muscularis führt. Genauer betrachtet ist dieser ringförmige Sinus nicht ein einziges zu-

sammenhängendes Gefäß, vielmehr besteht derselbe aus Anastomosen der aus dem Innern der Placenta herauskommenden Venen, die gewöhnlich da und dort unterbrochen sind, so dass selten ein vollständiger Kreis vorhanden ist. Der Wurzeln, welche von seiten der Placenta in den Ringsinus einmünden, sind zweierlei. Der einen kommen aus den am Rande befindlichen Septa und lassen sich innerhalb dieser oft auf lange Strecken zwischen die Kotyledonen hinein verfolgen, wobei sich zeigt, dass sie eine große Anzahl Emissarien aus den benachbarten Kotyledonen aufnehmen, deren Mündungen ihrer Wand ein siebförmig durchlöchertes Ansehen geben. Schließlich laufen auch diese Venen mit ihren Enden frei in die Maschenräume in den Kotyledonen aus, wobei das mütterliche Gewebe, das sie bisher begrenzte, sich verliert. In ähnlicher Weise verhalten sich auch eine gewisse Anzahl von Venen, die von der konvexen Seite der Placenta herkommen und von hier aus in die Septa hinein in die Tiefe treten.

Eine zweite Art der in den Ringsinus einmündenden Wurzeln mündet dicht am Chorion in dieses Gefäß ein und kommt aus einem reichen Lakunensystem, welches an der fötalen Seite der Placenta dicht unter dem Chorion und der *Decidua subchorialis*, soweit dieselbe noch vorhanden ist, seinen Sitz hat und die ganze Placenta überzieht. Oeffnet man den Ringsinus von der Außenseite, so sieht man, dass ein Teil desselben wie von den Kotyledonen des Placentarrandes überwölbt ist, so dass die dem Chorion zugewendete Randfläche der Placenta noch von der Wand des Ringsinus überzogen ist. In dieser Gegend findet sich nun eine große Menge Löcher und Spalten, und wenn man durch dieselben eindringt, so gelangt man unter die *Decidua subchorialis* und weiter gegen die Mitte der Placenta unmittelbar unter das Chorion in weite anastomosirende Räume, die die Stämme der Chorionbäumchen umgeben und wie gesagt unter dem ganzen Chorion sich hindurch erstrecken. Dieses subchoriale, venöse Lakunennetz, das von der Randvene aus mit Leichtigkeit sich aufblasen und injizieren lässt, steht nun seinerseits wieder mit den inneren Maschenräumen der Kotyledonen in der reichlichsten Verbindung, und ist durch dasselbe offenbar eine Einrichtung gegeben, durch welche das mütterliche Blut in der Placenta einen leichten Abfluss findet. Alle Venensinus der *Placenta uterina*, welche noch von dem Gewebe der *Decidua placentalis* begrenzt werden, besitzen als Auskleidung ein schönes Endothel. Dagegen fehlt allen Fortsetzungen derselben in das kavernöse Placentargewebe hinein eine solche Auskleidung, und findet sich selbst in den weiten subchorialen Lakunen keine endotheliale Lage.

Dem Gesagten zufolge ist im mütterlichen Teile der menschlichen

Placenta von Kapillargefäßen keine Spur zu sehen, und hängen Arterien und Venen einzig und allein durch ein System anastomosierender Lücken zusammen, welche ganz und gar von den fötalen Chorionzotten begrenzt werden. Nach dieser Auffassung umspült das Blut der Mutter in der Placenta unmittelbar die embryonalen Zotten und ist, ohne von besonderen Wandungen umschlossen zu sein, nur durch das Zottenepithel und deren Bindegewebsschicht von den fötalen Blutgefäßen getrennt.

Blutbewegung in der mütterlichen Placenta.

Die Zirkulation des mütterlichen Blutes in der Placenta muss bei dem angegebenen Baue, wie leicht begreiflich, im ganzen eine unregelmäßige sein. Da die Arterien an der konvexen Seite der Placenta zutreten und die Hauptvenen am Rande derselben entspringen, so wird man wohl sagen dürfen, dass der Blutstrom im allgemeinen von der konvexen gegen die konkave Seite und den Rand der Placenta zu geht. Bei den vielfachen Verbindungen der Maschenräume jedoch müssen notwendig manche Unregelmäßigkeiten in dieser Blutbewegung eintreten, Änderungen der Blutströme, vorübergehende Stockungen u. s. w., denen zwar durch die anderweitigen venösen Abzugskanäle, welche an der konvexen Seite der Placenta sich befinden, entgegengearbeitet wird, die aber nichtsdestoweniger in vielen Fällen zu bleibenden Störungen und Blutgerinnungen führen, welche in der Placenta zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehören. Als wesentliche Regulatoren zur Erhaltung einer geregelten Zirkulation in den mütterlichen Bluträumen der Placenta erscheinen: 1) die Turgeszenz der Chorionzotten, die unter normalen Verhältnissen wohl immer innerhalb größerer Zeiträume dieselbe ist und somit auch eine gleichbleibende Form der Spalträume zwischen denselben zur Folge hat; 2) der Druck, den die Amnionflüssigkeit auf die *Membrana chorii* ausübt, durch welchen besonders die Weite der subchorialen Lakunen bestimmt wird, und 3) die Kontraktionszustände des Uterus und der mütterlichen Placentargefäße.

In neuester Zeit glaubt Frommel bei der Maus in den Decidualzellen eine Bildung kernloser und in der *Placenta foetalis* kernhaltiger roter Blutzellen beobachtet zu haben und bezeichnet die Placenta als blutbildendes Organ (Ärztliches Intelligenzblatt, 19. Juni 1883). Die mitgeteilten Thatsachen sind jedoch weder nach der einen noch nach der andern Seite beweisend.

Sitz der Placenta.

Die Placenta sitzt gewöhnlich am Grunde des Uterus, bald mehr an der vorderen, bald mehr an der hinteren Wand, jedoch selten genau in der Mitte, sondern meist mehr auf einer Seite, so dass die eine oder andere Eileitermündung verlegt ist. Es kann jedoch der Mutterkuchen auch mehr gegen den Cervix rücken und ganz seitlich sitzen, ja es hat derselbe manchmal seine Lage selbst ganz unten, so dass er über das

Placenta praevia.

Orificium uteri internum herüberwuchert und dieses verstopft (*Placenta praevia*), welches Vorkommen sehr gefährlich ist. Gleich beim Beginne des Gebäraktes wird in diesen Fällen mit der Eröffnung des Muttermundes die Placenta immer mehr vom Uterus getrennt, was beim Wegfalle einer dauernden Kontraktion, die sonst auf die Lösung der Placenta folgt, natürlich schon beim Beginne der Geburt furchtbare Blutungen bedingt, während in gewöhnlichen Fällen das Bersten der dem *Orificium uteri* anliegenden ganz gefäßlosen Eihäute (Reflexa, Chorion, Amnion) durchaus ohne Nachteil eintritt.

Varietäten der Placenta.

Größere Abweichungen der Placenta in der Form und im Baue sind nicht häufig. Ich zähle hierher 1) die *Plac. marginata mihi*, bei der das *Chorion frondosum* nur die Mitte der Placenta einnimmt; 2) die *Pl. succenturiata* Hyrtl mit einem mehr oder weniger getrennten Nebenlappen. Außerdem beschreibt Hyrtl auch ganz kleine *Placentulae succenturiatae*. 3) Die *Placenta duplex*. Diese Placenta mit zwei ganz getrennten Hälften ist von besonderem Interesse, da die Affen der alten Welt, mit Ausnahme der Anthropoiden, normal eine solche Placenta haben, doch wird bei diesen Geschöpfen die zweite Placenta immer von den Gefäßen der andern versorgt, während es beim Menschen Regel zu sein scheint, dass der Nabelstrang geteilt an beide Kuchen geht. Doch beschreibt Hyrtl eine *Pl. dimidiata*, bei der der Nabelstrang an der einen Placenta sich inserierte, und bildet auf Tab. XI eine *Pl. succenturiata* ab, die auch doppelt genannt werden könnte, die ebenso sich verhält. 4) Die *Placenta bipartita*. Sehr selten. 5) Die *Placenta multiloba* Hyrtl mit einer größeren Zahl (bis zu 20—40) ganz getrennten Lappen, die jedoch immerhin so nahe beisammenstehen, dass keine größere Ähnlichkeit mit den Kotyledonen der Wiederkäuer herauskommt, wie denn auch eine solche im Baue wohl sicher nicht vorhanden ist.

Nabelstrang.

Der Nabelstrang, *Funiculus umbilicalis*, den ich zum Schlusse noch beschreibe, ist ein zusammengesetztes Gebilde. Das gröbere anatomische Verhalten anlangend, bemerke ich, dass derselbe in der Mitte der Schwangerschaft 13—21 cm Länge hat und eine Dicke von 9—11 mm besitzt. Beim ausgetragenen Embryo misst derselbe im Mittel 48—60 cm, und sind als Extreme auf der einen Seite 12—20 cm, auf der andern 1,67 m beobachtet. Die Dicke ist 11—13 mm. Fast immer ist derselbe spiralig gedreht in der Art, dass einmal der ganze Strang eine Drehung zeigt und zweitens im Innern die Arterien um die weniger gedrehte Vene herumlaufen, oder umgekehrt, so dass bis zu 36 und 40 Spiraltouren im ganzen herauskommen. Diese Drehung, die nach der Mitte des 2. Monates beginnt und in den meisten Fällen vom Embryo aus von links nach rechts gegen die Placenta verläuft, hat

Anlass zu ziemlich langwierigen Diskussionen über die ihr zu Grunde liegenden Ursachen gegeben. Sehr wahrscheinlich ist es, dass durch ein in Spiralen fortschreitendes Wachstum der Nabelgefäße, ähnlich wie bei Ranken, die Drehung des Stranges zustande kommt, welche dann auch den Embryo zu Drehungen veranlasst, denen er, weil er frei im Fruchtwasser schwimmt, keinen größeren Widerstand entgegenzusetzen vermag. Dadurch wird auch die Scheide des Nabelstranges, jedoch nicht notwendig ebenso stark wie die Gefäße, gewunden.

Mit der Placenta verbindet sich der Nabelstrang selten genau zentral, in der Regel jedoch nahe der Mitte, doch sind Ausnahmen hiervon und ein sonstiges abweichendes Verhalten nicht selten. In seltenen Fällen spaltet sich der Nabelstrang vor seiner Insertion und geht mit zwei Ästen an die Placenta heran (*Insertio furcata*, Hyrtl), was auch bei velamentöser Insertion gefunden wird (ich), oder es verbindet sich ein einfacher Strang stark exzentrisch, ja selbst am Rande mit dem Mutterkuchen (*Insertio excentrica*, *marginalis*). Ja es kann selbst vorkommen, dass der Nabelstrang gar nicht an die Placenta, sondern an den zottenfreien Teil des Chorion sich inseriert und von hier aus seine Gefäße weiter gegen die Placenta hinsendet (*Insertio velamentosa*). Am Nabelstrange selbst finden sich als Abweichungen knotenartige Verdickungen und verdünnte Stellen, schleifenförmige Hervortreibungen der Gefäße und Verknäuelungen derselben und wirkliche, durch Verschlingung der ganzen Nabelschnur während der Schwangerschaft oder bei der Geburt entstandene Knoten, und was seine Lage anlangt, so zeigen sich die verschiedenartigsten Beziehungen zum Embryo, namentlich auch in einzelnen Fällen Umschlingungen desselben um Hals, Rumpf und Extremitäten.

Zusammensetzung des Nabelstranges.

Die Zusammensetzung anlangend, so sind die den Nabelstrang bildenden Teile folgende:

1) Die Scheide vom Amnion, die sich nur an der Ansatzstelle des Stranges an der Placenta auf eine kurze Strecke ablösen lässt, dann aber sofort in ihrer Bindegewebslage mit dem Bindegewebe des Stranges untrennbar verschmilzt.

2) Die zwei *Arteriae umbilicales*. Diese Gefäße, die nur in selteneren Fällen in der Einzahl vorkommen, erweitern sich vom Fötus nach der Placenta zu und zeigen fast ausnahmslos in der Gegend der *Insertio funiculi* eine Anastomose und zwar meist durch einen Verbindungsast.

3) Die *Vena umbilicalis*. Diese Vene, die in seltenen Fällen doppelt sich erhält, wie sie bei jungen Embryonen und bei gewissen Säugetieren, wie den Wiederkäuern, sich findet, ist dünnwandiger als

die Arterien und besitzt im Innern an den Knickungen faltenartige Vorsprünge, welche HYRTL als »Klappen« bezeichnet und weniger entwickelt auch an den Arterien findet.

4) Der Urachus oder genauer bezeichnet die epitheliale Blase der Allantois. Diese Lamelle, die ich die Allantois im engeren Sinne nennen will, ist im 1. und 2. Monate ein regelrechter Bestandteil des Nabelstranges, schwindet dann aber in einer noch nicht genauer bestimmten Zeit. Doch habe ich ebenso wie andere (AHLFELDT, SUCHANNEK) in so vielen Fällen im reifen Nabelstrange noch Reste der Allantois gefunden, dass ich Grund habe, dieses Vorkommen als ein nicht seltenes betrachten zu dürfen. Diese Reste bestehen in einem meist zentral zwischen den Gefäßen gelegenen Strange von 0,076—0,114 mm Breite, der ganz und gar aus epithelartigen Zellen zusammengesetzt ist und in größerer oder geringerer Ausdehnung in allen Gegenden der Nabelschnur vorkommen kann und wohl auch Ausbuchtungen besitzt (C. RUGE, SUCHANNEK), wie der Urachus im *Lig. vesicae medium*.

5) Die *Vasa omphalo-mesenterica*. Diese Gefäße finden sich, wie schon früher angegeben wurde, sehr selten im reifen Nabelstrange.

WHARTONsche Sulze.

Alle genannten Teile werden durch ein zum Teil weiches und gallertartiges, zum Teil festeres Bindegewebe zusammengehalten, das unter dem Namen der WHARTONschen Sulze bekannt ist und bei genauerer Untersuchung eine ziemlich konstante Verteilung der weicheren und festeren Teile zeigt. Die letzteren bilden 1) eine dünne, oberflächliche Lage unter dem Epithel, 2) eine Scheide um jedes der drei Gefäße und 3) eine Art Zentralstrang, welcher mit drei Ausläufern zwischen den Gefäßen auch gegen die Oberfläche sich erstreckt und hier in drei verbreiterte Massen gallertartiger Substanz ausläuft, welche an der Oberfläche des Nabelstranges in Form dreier weißlicher Streifen sichtbar sind. Die mehr gallertartigen Teile des Nabelstranges bestehen 1) aus den drei oberflächlichen Gallertsträngen an den Enden des zentralen Stranges, 2) aus einer oberflächlichen Lage unter der dünnen Rindenschicht und 3) aus inneren Zwischenlagen zwischen den Gefäßscheiden und dem Zentralstrange von wechselnder Entwickelung, welche Lagen alle ohne scharfe Grenzen in die festeren Teile übergehen.

Feinerer Bau des Nabelstranges.

Den Bau des Nabelstranges anlangend, so war von dem Epithel schon früher die Rede. Die WHARTONsche Sulze besteht in ihren weicheren Teilen, ähnlich dem Unterhautbindegewebe von Embryonen, aus einem Netzgewebe von weichen Fasern und dazwischen befindlicher gallertartiger Substanz. Genauer bezeichnet, zeigt diese Sulze stärkere und schwächere Züge von Fibrillen, die, meist in der Längsrichtung verlaufend, netzförmig untereinander sich vereinen und Maschen verschie-

dener Größe bilden, in denen eine weiche, schleimartige, helle Substanz enthalten ist. In den oben namhaft gemachten festeren Teilen ist dieses Gewebe dichter mit engeren Maschen, stärkeren Bündeln und weniger Zwischensubstanz, lockerer in den dazwischen gelegenen Teilen. Was dieses Schleimgewebe (VIRCHOW) oder gallertige Bindegewebe (ich) noch auszeichnet, ist das Vorkommen zahlreicher, mannigfaltig gestalteter, großer, meist spindel- und sternförmiger Zellen, zum Teil auch runder Elemente mit amöboider Bewegung und in ausgetragenen Placenten auch von elastischen Fasern.

Von den Gefäßen des Nabelstranges ist hinsichtlich des Baues zu erwähnen, dass dieselben eine ungemein entwickelte Muskelhaut mit Längs- und Querfasern haben und auch sehr kontraktil sind. Außer den größeren Gefäßen enthält der Nabelstrang keine Blutgefäße und ebenso sind auch in ihm noch keine Lymphgefäße nachzuweisen gewesen. Dagegen hat KÖSTER durch Einstich sogenannte Saftkanäle injiziert, welche reichlich anastomosierend die ganze WHARTONsche Sulze durchziehen und deren Wandungen von den oben erwähnten verlängerten Zellen gebildet werden sollen, die KÖSTER als Homologa der Gefäßepithelien ansieht, Angaben, die mir nicht ohne Begründung erscheinen.

Nerven hat man bis jetzt nur in der Nähe des Embryo im Nabelstrange an den Gefäßen desselben gefunden.

Werfen wir nun noch einen Blick auf das Verhalten der Eihüllen bei der Geburt und die Wiederherstellung eines normalen Zustandes der Uterusschleimhaut. Unmittelbar nach der Geburt stoßen sich die Eihüllen mit der Placenta ab, und zeigt in regelrechten Fällen die sogenannte Nachgeburt (*Secundinae*) die ganze fötale Placenta und von der mütterlichen Placenta den innersten Teil, die oben beschriebene *Decidua placentalis.* Man findet ferner die beiden verwachsenen Deciduae und das Chorion und Amnion meist ziemlich gut erhalten in Verbindung mit der Placenta in der Form eines Sackes, der natürlich an einer Stelle, die, je nach dem Sitze der Placenta, derselben näher oder ferner liegt, eingerissen ist. Die *Decidua vera* und *placentalis* der Nachgeburt bestehen, wie schon aus den früheren Schilderungen hervorgeht, nicht aus der ganzen Schleimhaut des Uterus, vielmehr löst sich die Schleimhaut meistens an der Grenze der Zellenschicht und der schwammigen Lage ab, so dass bald etwas von der letzteren an der Nachgeburt sich findet, bald nicht.

Nachgeburt.

Nach der Geburt stoßen sich dann während der Lochien immer noch vorzüglich von der Placentarstelle, die durch ihre unebene, zackige, zerrissene Oberfläche und die von Thromben erfüllten abgerissenen großen Venen sich auszeichnet, aber auch von den übrigen Gegenden

Teile der Uterinschleimhaut ab. So löst sich nach und nach fast der ganze schwammige Teil der Schleimhaut, der die erweiterten, des Epithels mehr oder weniger entbehrenden Drüsenräume enthält, ab, und erhalten sich nur die tiefsten, an die Muscularis angrenzenden Lagen der Mucosa, in denen die wenig veränderten Drüsenenden sich finden, die, wie wir oben sahen, auch in die Muscularis eindringen, und von diesen aus regeneriert sich dann die Mucosa in Zeit von 3—5 Wochen, mit Inbegriff der Placentarstelle. Hierbei scheint von dem Epithel der Drüsenreste aus das Oberflächenepithel sich zu erzeugen durch Vorgänge, die noch nicht hinreichend verfolgt sind.

Extrauterinschwangerschaften.

Anmerkung. Ich füge noch einige Angaben über das Verhalten der Eihüllen und der Placenta unter außergewöhnlichen Verhältnissen bei. Es gibt Fälle, in denen das befruchtete Ei nicht in den Uterus gelangt und trotzdem sich entwickelt. Das Ei bleibt entweder in den Tuben liegen (gewöhnliche Tubarschwangerschaft und interstitielle Schwangerschaft, wenn das Ei in dem Teile des Eileiters sitzen bleibt, der durch die Substanz des Uterus verläuft, welche letztere Form wohl nicht mit der nötigen Bestimmtheit nachgewiesen ist), oder es gelangt dasselbe gar nicht in die Tuben, sondern verirrt sich in die Beckenhöhle und setzt sich da oder dort hinter den breiten Mutterbändern fest (Abdominalschwangerschaft). In beiden Fällen läuft die Entwickelung des Eies selbst in regelrechter Weise ab und entstehen die normalen fötalen Hüllen, was freilich weniger merkwürdig ist, als dass auch eine Art *Decidua vera* und *Placenta uterina* sich ausbildet und eine Verbindung des Eies mit dem mütterlichen Organismus entsteht, die eine ziemlich gute Ernährung der Frucht ermöglicht. Bei der Abdominalschwangerschaft veranlasst das Ei einen Kongestionszustand der benachbarten Teile, und bildet sich nach und nach eine solche Hypertrophie des Bauchfelles aus, dass dasselbe befähigt wird, die Rolle der *Mucosa uteri* zu übernehmen, und was die Tubarschwangerschaft anlangt, so ist die hier eintretende Bildung regelrechter mütterlicher Eihüllen, mit Ausnahme einer Reflexa, um das sich entwickelnde Ei leichter zu verstehen, weil ja hier eine Schleimhaut vorhanden ist, welche die des Uterus vertreten kann. Bemerkenswert ist, dass bei den Tubar- und Abdominalschwangerschaften der Uterus, obwohl er an der Bergung und Ernährung des Eies keinen Anteil nimmt, doch etwas an Größe zunimmt und in seiner Schleimhaut hypertrophisch wird, so dass sich neben der andern eine echte *Decidua vera* wenigstens in der Anlage bildet. Ganz dasselbe findet in dem leeren Uterusteile statt, wenn in einem Uterus duplex oder bicornis nur ein Fötus sich entwickelt.

Zwillingsschwangerschaften.

Bei Zwillingsschwangerschaften zeigen die Eihüllen und die Placenten ein sehr verschiedenes Verhalten, und sind folgende Fälle zu unterscheiden.

1. Es finden sich zwei ganz getrennte Eier mit zwei Placenten und zwei *Deciduae reflexae*.

Diese Form erklärt sich am leichtesten, wenn man annimmt, dass zwei Eier durch verschiedene Tuben in den Uterus eintraten und in einer gewissen Entfernung voneinander sich einpflanzten. In zwei Fällen, die ich genau

untersuchte, zeigte der eine zwei ganz getrennte, aber zum Teil verklebte Reflexae, der andere zwei an der Berührungsstelle der Eier dergestalt verwachsene Reflexae, dass dieselben nur eine einzige sehr dünne Lage darstellten, in die von beiden Seiten her die Zotten der zwei glatten Teile des Chorion sich einsenkten. Außerdem war die eine Placenta an der einen Hälfte eine *Pl. marginata* (s. S. 174).

2. Zwei ganz getrennte Eier besitzen nur eine Reflexa.

In diesem Falle, der häufiger ist als der vorige (Hyrtl), sind die Placenten verwachsen, aber die Umbilikalgefäße getrennt. Das Chorion ist doppelt, aber an der Berührungsstelle verwachsen und nicht in zwei Lamellen trennbar (Hyrtl). Derselbe setzt voraus, dass zwei Eier nahe beisammen im Uterus sich fixierten, was am leichtesten geschehen wird, wenn die Eier durch einen und denselben Eileiter eintreten, mögen sie nun aus einem Follikel stammen oder nicht.

3. Es finden sich zwei Amnion, zwei Nabelschnüre, eine Placenta, ein Chorion, eine Reflexa.

Nach Hyrtl häufiger als 1 und 2, nach Späth seltener. Die fötalen Gefäße der beiden Nabelschnüre anastomosieren immer auf der Placenta (daher bei Zwillingen immer auch der peripherische Teil der Nabelschnur des Erstgeborenen zu unterbinden ist) und sind die Zwillinge eines Geschlechtes. Die Erklärung dieser Fälle ist noch zweifelhaft. Entweder waren anfangs zwei getrennte Chorion da, wie bei 2, die dann nachträglich an der Berührungsstelle schwanden (Bischoff), oder es war der Ausgangspunkt ein Ei mit doppeltem Dotter, wie sie Barry und Wh. Jones gesehen haben wollen, ebenso Bischoff wenigstens in Andeutung, oder ein Ei mit zwei Keimbläschen, wie ich sie beim Menschen gesehen (Gewebel., 5. Aufl., Fig. 400 *D*). Aus solchen Eiern könnten möglicherweise zwei Keimblasen und zwei Chorion innerhalb einer *Zona pellucida* entstehen und müsste dann noch eine Verschmelzung der beiden Chorion angenommen werden. Noch zusagender aber scheint mir die Vorstellung, dass in diesen Fällen die Entwickelung mit zwei Fruchthöfen in einer gewissen Entfernung voneinander auf einer Keimblase begann. Dies gäbe zwei Amnion, aber nur eine seröse Hülle, und würde dann notwendig eine Verschmelzung der beiden Allantois und ihrer Gefäße bei ihrer Ausbreitung innen an der serösen Hülle eintreten müssen. Der Dottersack müsste einfach sein mit zwei Dottergängen. Solche Eier mit einem Dottersacke, zwei Dottergängen, zwei Amnion und zwei Allantois haben ich beim Hühnchen und Dr. M. Braun bei Eidechsen gesehen (Braun in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII), und Panum beschreibt wenigstens getrennte Fruchthöfe auf einem Dotter.

4. Wie bei 3, nur ist auch das Amnion einfach.

Ein sehr seltener Fall, der nur eine Keimblase mit zwei getrennten Embryonen auf einem Fruchthofe als Ausgangspunkt gehabt haben kann, wie sie C. F. Wolff (*Ovum simplex gemelliferum in Novi Comment. Ac. Petropol., Tom. XIV, 1770*) und Allen Thomson (*Edinb. Monthly medical Journ. 1844*) vom Hühnchen beschrieben haben, und den nächsten Übergang zu den Doppelmissbildungen darstellt.

Drillingsschwangerschaften.

Bei Drillingen hat man den Fall 3 mit einem Chorion gesehen, aber auch getrennte Chorion (Nr. 2), ja selbst getrennte Reflexen (Nr. 1). In einem Falle war ein Ei selbständig, die andern beiden nach dem Typus 3 vereinigt. Von Fünflingen ist ein Fall bekannt, in dem 3 Embryonen eine Placenta

und ein Amnion hatten und die andern zwei sich ebenso verhielten (*Biblioth. Med., XIX, 374*).

§ 20.

Entwickelung der menschlichen Eihüllen.

Entwickelung der menschlichen Eihüllen.

Nachdem die Eihäute des Menschen aus der Mitte der Schwangerschaft und aus späterer Zeit geschildert worden sind, wenden wir uns zur Frage nach ihrer Entstehung.

Entwickelung des Chorion.

Das Chorion ist bei allen Säugetieren aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt, und zwar 1) aus einer Epithelialschicht nach außen, welche auch die Zotten überzieht, und 2) aus einer Bindegewebsschicht mit Gefäßen nach innen. Die Epithelialschicht ist, wie alle bisher angestellten Beobachtungen unzweifelhaft darthun, nichts anderes als die seröse Hülle, deren Entwickelung mit der Bildung des Amnion in nahem Zusammenhange steht (s. die farbige Tafel). Die Bindegewebsschicht des Chorion stammt bei den meisten Tieren von der Allantois, es kann jedoch, wie bei den Nagern, auch der Dottersack Gefäße an die äußere Eihülle abgeben und sich so an der Bildung des Chorion beteiligen. Es ist nun die Frage, wie die Verhältnisse in dieser Beziehung beim Menschen sich gestalten, ob wir berechtigt sind, die bei Tieren geltenden Gesetze auch auf denselben überzutragen, oder ob wir für ihn besondere spezifische Verhältnisse anzunehmen haben. Vor allem ist zu betonen, dass unsere Kenntnisse über die ersten Zustände menschlicher befruchteter Eier äußerst mangelhaft sind und dass sich daher über das erste Auftreten des Chorion nichts ganz Bestimmtes sagen lässt. Während man bis vor kurzem annehmen durfte, dass Zotten auf dem menschlichen Eie erst auftreten, nachdem das Amnion gebildet ist, und auch die zwei Fälle von Thomson (Fig. 112, 114) einer solchen Deutung nicht gerade entgegen waren, sind wir in dieser Beziehung durch den oben beschriebenen Fall von Reichert (Fig. 110, 111) wieder in Zweifel geraten, die für einmal sich nicht lösen lassen. Doch lässt sich immerhin so viel sagen, dass, wenn das Ei von Reichert ein normales gewesen sein sollte, dannzumal eine Bildung der Zotten auf dem Ektoderm der Keimblase anzunehmen wäre, noch bevor dasselbe in Amnion und seröse Hülle sich gesondert hat und bevor der Embryo angelegt ist.

Ist dem Gesagten zufolge wenigstens so viel mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Epithelschicht des Chorion von dem Ektoderm der Keimblase abstammt, so lässt sich auf der andern Seite mit Sicherheit festsetzen, dass die innere Lage des Chorion einer Umbildung der Allan-

tois ihren Ursprung verdankt, denn es ist dieselbe, wie Coste zuerst bewiesen hat, in frühester Zeit (im 1. und im Anfange des 2. Monates) in ihrem ganzen Umkreise gefäßhaltig und wird von den Nabelgefäßen versorgt.

Fragen wir nun, in welcher Weise sich die Allantois an der Bildung der erwähnten gefäßhaltigen Schicht des Chorion beteiligt, so ergibt sich nach meinen Erfahrungen und Anschauungen folgendes als das Wahrscheinlichste. Die Allantois bildet beim Menschen keine größere Blase und besteht überhaupt als freies Gebilde nur kurze Zeit. Schon in der zweiten Woche legt sich dieselbe an die seröse Hülle an und wuchert hierauf ohne Beteiligung ihres Epithelialrohres mit ihrer Bindegewebsschicht und den Blutgefäßen rasch an der ganzen inneren Oberfläche der serösen Hülle weiter und bildet mit derselben zusammen das Chorion. Ist dies geschehen, so erhält sich das Epithelialrohr der Allantois in dem außerhalb des Embryo gelegenen Teile derselben noch eine Zeitlang, verschwindet dann später, ohne eine weitere Bedeutung zu erlangen, und ist alles, was von der ursprünglichen Blase übrig bleibt, die Harnblase mit dem bis zum Nabel sich erhaltenden Urachus, von denen später die Rede sein wird. Dieser Auffassung zufolge würde somit beim Menschen die Allantois als Blase an der Bildung des Chorion keinen Anteil nehmen und als solche nur eine vorübergehende Existenz haben, dagegen ihre bindegewebige äußere Haut mit den Nabelgefäßen mächtig sich entwickeln, an der Innenfläche der serösen Hülle herum wuchern und so das eigentliche bindegewebige Chorion darstellen, von welchem aus dann in zweiter Linie, wie sich von selbst versteht, später Wucherungen in die hohlen Zotten sich hineinbilden, durch welche das Chorion erst ganz zur Vollendung kommt.

Diese meine Darstellung der Verhältnisse der menschlichen Allantois steht, wie wir oben schon andeuteten, nicht im Einklange mit den neuen Annahmen von His, denen zufolge hier niemals eine freie Allantois vorkommt, vielmehr der Embryo vom ersten Anfange an mit der serösen Hülle oder dem Chorion durch einen Stiel verbunden ist (Bauchstiel, His), der später die Allantoisgefäße trägt und auch das Epithelialrohr derselben enthält. Da diese Hypothese von His nicht auf eine zusammenhängende Reihe von Beobachtungen sich stützt, da ferner die Erfahrungen von Thomson, auf welchen dieselbe wesentlich fußt, eine verschiedene Deutung zulassen (siehe oben), endlich die bisher bekannten Verhältnisse der Säugetiere in einem andern Sinne sprechen, so wird es gestattet sein, vorläufig an einer Darstellung festzuhalten, die weniger Abweichungen voraussetzt. Und da eine figürliche Darstellung immer eindringlicher wirkt als Worte, so stelle ich dem Schema von His (l. c. I,

171) ein anderes entgegen. In Fig. 126 *A* ist alles, was den Embryo, die Amnionfalten und die Wand des Dottersackes betrifft bis zu den Buchstaben *a*, *a'*, *a''* naturgetreue Kopie eines Kaninchenembryo von neun Tagen und drei Stunden, mit einziger Ausnahme der durch Striche angedeuteten Zotten des äußeren Blattes der Amnionfalten und des Ektoderms der Keimblase. Von *a'* bis *a''* wurde der distale Teil der Keimblase ergänzt und auch hier dem Ektoderm schematisch Zotten gegeben. Die Allantoisanlage liegt am hinteren Ende des Embryo in einem Spaltungsraume des mittleren Keimblattes. Nehmen wir

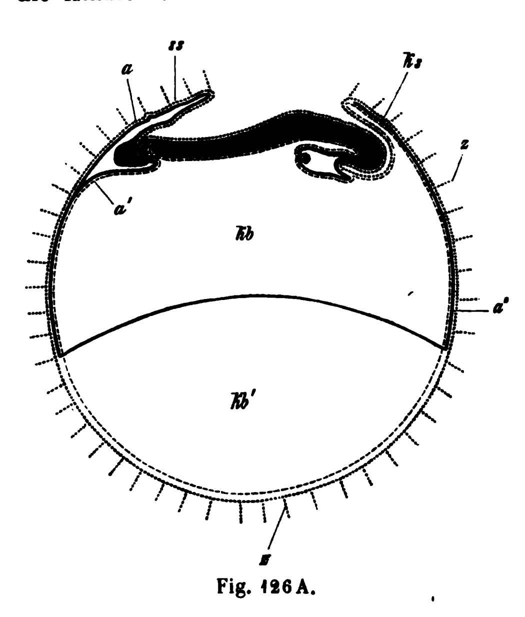


Fig. 126 A.

nun an, dieselbe wachse in diesem Zustande eines dicken Wulstes mesodermatischen gefäßreichen Gewebes mit engem, kurzem Epithelialrohre rasch an die seröse Hülle heran, ohne vorher eine größere Epithelblase in sich zu entwickeln, so erhalten wir den Zustand der Fig. 126 *B*, in der der Embryo durch einen kurzen Allantoisstrang oder Bauchstiel mit der serösen Hülle verbunden ist. Und nehmen wir außerdem an, es sei um diese Zeit das Amnion zu, die seröse Hülle gebildet und der Dottersack entwickelt, so steht nichts der Annahme im Wege, dass nun auch die Allantoisgefäße samt dem sie begleitenden Bindegewebe an der ganzen Innenseite der serösen Hülle und des Ektoderms herum wuchern und auch in die hohlen epithelialen Zotten derselben sich hineinbilden, um so das bleibende Chorion zu erzeugen.

Bei dieser Darstellung sind wir von der Annahme ausgegangen,

Fig. 126 A. Halbschematische Figur zur Darstellung der Bildung des Allantoisstranges. Das Mesoderm ist schwarz, das Entoderm gefächelt, das Ektoderm punktiert dargestellt. Der Embryo ist eine treue Kopie eines sagittal durchschnittenen Kaninchenembryo zur Zeit der Allantoisbildung. *ks* Kopfscheide des Amnion, in ihrem äußeren Blatte aus allen drei Keimblättern gebildet, im inneren nur aus Ektoderm und Entoderm; *ss* Schwanzscheide des Amnion, aus Mesoderm und Ektoderm bestehend; *kb* dreiblätteriger Teil der Keimblase; *kb'* zweiblätteriger Teil derselben; *z* Zotten des Ektoderms.

dass die Keimblase des Menschen im wesentlichen wie beim Hühnchen und den Säugern sich entwickele. Nun wäre aber zu bemerken, dass nach der Vermutung von His der Dottersack des Menschen aus einer soliden Zellenwucherung des Entoderms hervorgeht. Thatsachen, die für eine so abweichende Entstehung dieses Organes sprechen, werden keine angeführt, und so finde ich, angesichts des Embryo von Thomson Fig. 112, dessen Dottersack nicht viel kleiner war als die seröse Hülle, und in betracht der Verhältnisse der Säuger keinen Grund, von der gäng und gäben Annahme abzugehen, dass auch beim Menschen der *Saccus vitellinus* primitiv als Blase auftritt und dieselben Verhältnisse zum Mesoderm und Entoderm zeigt wie bei Säugern.

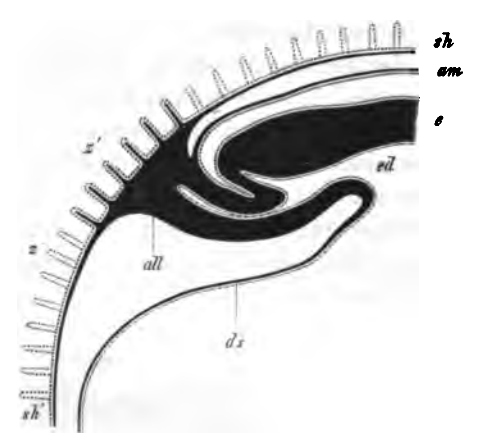


Fig. 126 B.

Die späteren Schicksale des Chorion sind größtenteils geschildert und habe ich nur weniges noch beizufügen. Haben sich einmal in der dritten und vierten Woche die Umbilikalgefäße im ganzen Chorion samt dem sie tragenden Bindegewebe in die hohlen Zotten der serösen Hülle hineingebildet, so wächst das Chorion eine Zeitlang in allen seinen Teilen gleichmäßig fort, bis gegen das Ende des zweiten Monates. Dann erst und im dritten Monate beginnt die fötale Placenta sich zu bilden, indem an der Stelle, mit welcher das Ei der Uteruswand anliegt, die Zotten immer weiter wuchern, während dieselben an den übrigen Stellen im Wachstume zurückbleiben und ihre Gefäße atrophisch werden. So bildet sich nach und nach der Unterschied zwischen einem zottenreichen und zottenarmen, zwischen dem gefäßhaltigen und gefäßlosen Teile des Chorion aus.

Von dem Nabelstrange habe ich noch zu bemerken, dass seine

Fig. 126 B. Ganz schematische Figur, die Bildung des Allantoisstranges bei etwas stärkerer Vergrößerung als in Fig. A darstellend. *e* Embryo; *am* Amnion; *sh* seröse Hülle, deren Mesodermlage zum Teil von der Hautplatte, zum Teil, wie bei *sh'*, von der Allantois (*all*) herrührt; *ed* Eingang in den Enddarm und die Allantoisblase; *ds* Dottersack; *z* Zotten der serösen Hülle, in die bei *z'* das Allantoismesoderm bereits eingewachsen ist.

Bindegewebsschicht oder die WHARTONsche Sulze offenbar zum größten Teile von der Allantois abstammt, einem geringen Teile nach mag dieselbe auch von dem Bindegewebe herrühren, das dem Dottergange und den Dottersackgefäßen angehört. Der von der Allantois herstammende Teil oder der Allantoisstrang (Bauchstiel, HIS) und der Stiel des Dottersackes sind in sehr frühen Zeiten als besondere Gebilde deutlich zu unterscheiden, und liegt letzterer Teil wie in einer Furche des ersteren, später aber umwächst der zur Allantois gehörige Teil vollständig den Dottergang und seine Annexa, und bildet sich so unter Mitbeteiligung der immer enger werdenden Nabelstrangscheide des Amnion ein einfacher cylindrischer Strang, an dem man keine Spur der ursprünglichen Verhältnisse mehr erkennt.

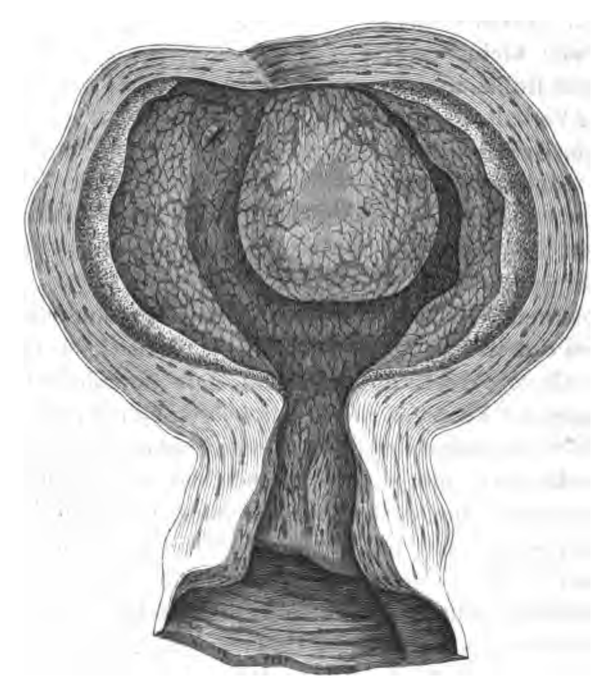


Fig. 127.

Mütterliche Eihüllen.

Ich wende mich nun zur **Entwickelungsgeschichte der mütterlichen Eihüllen** und erwähne zunächst die wichtige Thatsache,

Fig. 127. Schwangerer Uterus von etwa 40 Tagen, um die Hälfte verkleinert. Nach COSTE. Der Uterus ist von vorn geöffnet und sieht man an seiner hinteren Wand und am Grunde die das Ei umschließende Reflexa und an der Seite derselben eine Tubamündung. Die Reflexa ist mit Gefäßen besät, die mit denen der Vera zusammenhängen, mit Ausnahme *einer* Stelle, an der wie eine Narbe sich findet.

dass die *Decidua reflexa* bei jüngeren Eiern Gefäße enthält und zwar um so mehr, je jünger dieselbe ist, mit einziger Ausnahme einer narbenähnlichen Stelle in der Mitte. Außer diesen Gefäßen, die man im zweiten Monate deutlich erkennt, zeigt die Reflexa ebenfalls mit Ausschluß ihrer Mitte in frühen Stadien fast überall Drüsenmündungen oder jene Löcher, die schon früher von der *Decidua vera* beschrieben wurden.

Decidua reflexa.

Über die Entstehung dieser Haut hatte man früher ganz unrichtige Vorstellungen, weil man von der falschen Ansicht ausging, dass die Öffnungen der Tuben durch die als Exsudat aufgefaßte *Decidua vera* verschlossen seien. Von dieser Voraussetzung ausgehend behauptete man, das Ei schiebe, wenn es aus dem Eileiter in den Uterus gelange, diese Membran vor sich her, stülpe sie ein und dehne sie dann durch sein



Fig. 128.

Fig. 128. Der Uterus der Fig. 127 mit geöffnetem Sacke der Reflexa. Vergr. $^1/_2$mal. Nach Coste. Ein Lappen der Reflexa ist nach unten geschlagen und zeigt derselbe eine grubige innere Oberfläche, in welcher Chorionzotten stecken. Ähnliche und tiefere Gruben zeigte auch die Placentarstelle, nachdem das Ei herausgenommen war. Das Chorion ist durch einen Kreuzschnitt geöffnet, so dass der Embryo mit seinem Amnion, dem Nabelstrang und dem Dottersack zwischen Amnion und Chorion sichtbar wird.

eigenes Wachstum zu einer besonderen Umhüllung aus, die ihrer Bildungsweise halber den Namen *Decidua reflexa* erhielt. Mit der Erkenntnis, dass die *Decidua vera* nichts als die umgewandelte Schleimhaut des Uterus sei, trat auch in der Geschichte der Reflexa ein Wendepunkt ein, und folgt man jetzt allgemein der zuerst von SHARPEY aufgestellten Hypothese. Dieser Forscher nimmt an, dass das Ei, nachdem es in die Höhlung des Uterus eingetreten, sich in eine Falte der gewulsteten Schleimhaut oder der *Decidua vera* einbette, worauf dann diese über das Ei herüberwuchere und es vollständig einschließe.

Die Möglichkeit solcher Vorgänge ist nicht zu leugnen, immerhin soll nicht verschwiegen werden, dass es noch niemand gelungen ist, ein Ei im Momente der Bildung der Reflexa zu sehen, mit andern Worten, eine noch nicht vollkommen geschlossene Reflexa zu beobachten, wenn auch jene früher schon erwähnte narbenähnliche Stelle auf der Mitte der Reflexa in hohem Maße für die Theorie von SHARPEY spricht.

Hat sich die Uterusschleimhaut als Reflexa um das Ei zu einem Sacke geschlossen, so findet man anfangs das rings mit Zotten besetzte Ei noch ganz frei und kann man dasselbe noch in der vierten Woche leicht aus seinem Behälter herausnehmen, ja selbst im zweiten Monate ist die Trennung meist ganz leicht; am Ende des zweiten Monates aber bilden sich die Zotten auf der Placentarseite mehr aus, und im dritten Monate wird die Verbindung des Eies mit dem Uterus immer ausgesprochener. Die innige Vereinigung des Eies und der Uterinschleimhaut kommt dadurch zustande, dass zuerst die ganze dem Eie zugekehrte Fläche der letzteren, mithin auch die Innenfläche der Reflexa und nicht bloß die Stelle der späteren *Placenta uterina* grubig wird und ein maschiges, bienenwabenähnliches Ansehen annimmt. Diese Gruben verschwinden später an der Reflexa, an dem Teile dagegen, der zum Mutterkuchen sich gestaltet, werden dieselben immer größer, indem die Schleimhaut den Chorionzotten entgegenwuchert und dieselben immer inniger umschließt. Meiner Überzeugung nach darf man es als sicher betrachten, dass die Chorionzotten beim Menschen nicht in Uterindrüsen hineinwuchern. Meinen Erfahrungen zufolge verschwinden nämlich die Drüsenmündungen in der *Placenta uterina* in der kürzesten Zeit und sind am Ende des ersten Monates zu einer Zeit, wo das Ei noch gar keine Verbindung mit dem Uterus eingegangen ist, nicht mehr nachzuweisen, obschon in der Tiefe dieser Lage noch Drüsenreste sich finden (s. oben). Der Mensch schließt sich somit an die Geschöpfe an, bei denen die Uterinschleimhaut mit ihrer gesamten Oberfläche den Chorionzotten entgegenwuchert und dieselben umfasst. Im dritten und vierten Monate ist die Vereinigung schon sehr innig geworden, und geht um diese Zeit das

Gewebe der *Placenta uterina*, reichlich wuchernd und weite dünnwandige Blutgefäße in großer Zahl in sich entwickelnd, weit gegen das Chorion hin und kann selbst die Stämme der Zotten an ihrem Ausgangspunkte erreichen. Im weiteren Verlaufe hält jedoch das Uteringewebe der Placenta im Wachstum mit den Chorionzotten nicht gleichen Schritt, und erhalten sich schließlich nur die oben beschriebenen Reste in den Septa und an der *Membrana chorii*.

Am schwierigsten ist die Beantwortung der Frage, wie es dazu kommt, dass das mütterliche Placentargewebe, das doch unzweifelhaft ursprünglich ein geschlossenes Gefäßsystem mit Kapillaren besitzt, später jene eigentümliche Anordnung darbietet, die oben beschrieben wurde, wonach sowohl Arterien als Venen schließlich in wandungslose Räume zwischen den Zotten auslaufen. Da direkte Beobachtungen in dieser Beziehung bis jetzt keine Auskunft geben, so bleibt nichts anderes übrig, als die Lücke durch eine Hypothese zu ergänzen, und da scheint mir die Vorstellung am meisten für sich zu haben, dass die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und teilweise zerstören und so eine Eröffnung der Gefäße desselben herbeiführen, die naturgemäß zu einem allmählichen Eindringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muss. Noch zusagender wäre freilich, wenigstens vom vergleichend anatomischen Gesichtspunkte aus, eine andere Hypothese, und zwar die, dass anfänglich alle Chorionzotten von Scheiden mütterlichen Gewebes mit Blutgefäßen umhüllt sind, welche Scheiden sogar einfach als endotheliale Gefäßröhrchen aufgefasst werden könnten, ähnlich den kleinen Venen der Milz. Nähme man dann ferner an, dass an diesen Scheiden später das Endothel verloren geht, so würden aus den zartwandigen mütterlichen Gefäßen einfache Sinus entstehen und die so auffallenden Verhältnisse der Placenta gegeben sein. Da jedoch bis jetzt solche Umhüllungen der Chorionzotten durch mütterliches Gewebe zu keiner Zeit der Schwangerschaft zur Beobachtung kamen, so wird diese Hypothese auch keine Ansprüche auf Geltung zu erheben imstande sein, während für die erste Auffassung vor allem der Umstand spricht, dass, wie längst bekannt, ein Hineinwachsen von Chorionzotten in mütterliche Gefäßkanäle selbst an älteren Placenten noch zu beobachten ist.

Zweiter Hauptabschnitt.

Von der Entwickelung der Organe und Systeme.

I. Entwickelung des Knochensystemes.

§ 21.

Das Knochensystem entwickelt sich aus dem mittleren Keimblatte verhältnismäßig spät, indem die ersten Knochenpunkte nicht vor dem Ende des zweiten und dem Anfange des dritten Fötalmonates erscheinen; dagegen treten gewisse Vorläufer derselben, wie die *Chorda dorsalis* und die Urwirbel, schon in den allerersten Zeiten der Organbildung auf, und ebenso erscheinen auch zahlreiche knorpelige Gebilde vor der Verknöcherung. Alles zusammengenommen lassen sich drei Skelettformen aufstellen, das häutige, das knorpelige und das knöcherne Skelett, von welchen das erstere das am wenigsten ausgedehnte und am mindesten scharf begrenzte ist. Zum häutigen Skelette zählen die *Chorda dorsalis*, die häutige Wirbelsäule und der häutige Schädel, zum Knorpelskelette alle ossifizierenden Knorpel und gewisse bleibende und vergängliche Knorpelgebilde, zum knöchernen Skelette endlich alle Knochen und die bekannten Knorpel.

§ 22.

Wirbelsäule, Rippen, Brustbein.

Entwickelung der Wirbelsäule.

Chorda dorsalis.

Wie wir in früheren Paragraphen sahen, geht der Bildung der Wirbelsäule und des Skelettes überhaupt die Entstehung der Rückensaite oder der *Chorda dorsalis* voraus, eines im allgemeinen spindelförmigen Stranges, welcher, in der Achse des Embryo gelegen, vorn im Kopfe zugespitzt endigt und am hinteren Ende so lange ohne scharfe Abgrenzung ausgeht, als die erste Anlage der Wirbelsäule noch nicht vollendet ist, und, sobald dies der Fall ist, ebenfalls spitz aufhört. Die *Chorda dorsalis* besteht ursprünglich aus einem einfachen Zellenstrange,

in zweiter Linie erhält dieselbe eine strukturlose Scheide, die eigentliche oder innere Chordascheide, die nach und nach etwas dicker wird und an einer ausgebildeten Chorda als ein glashelles, dünnes Umhüllungsgebilde erscheint, während das ganze Organ ebenfalls an Breite zunimmt und auch seine Elemente etwas sich vergrößern und zu polygonalen, allem Anscheine nach mit Membranen versehenen Zellen mit hellerem Inhalte sich umgestalten.

Die *Chorda dorsalis*, die als eine Art Knorpelstrang gedeutet werden kann, ist der Vorläufer der Wirbelsäule, und bildet sich diese aus den zu beiden Seiten derselben gelegenen Urwirbeln in einer Weise hervor, die in einem früheren Paragraphen vom Hühnchen ausführlich dargestellt wurde. Es ergab sich, dass die tieferen und an das Rückenmark angrenzenden Teile der Urwirbel oder die eigentlichen Urwirbel in ihrer Hauptmasse zur Umhüllung der Chorda und des Rückenmarkes verwendet werden und hierbei alle in eine zusammenhängende Masse verschmelzen, die den Namen der häutigen Wirbelsäule erhalten hat. An dieser ist 1) ein Achsengebilde in Form eines dicken ungegliederten Stranges, der Vorläufer der Wirbelkörpersäule, zu unterscheiden, das in seiner ganzen Länge die *Chorda dorsalis* enthält, und 2) unmittelbar mit demselben zusammenhängende häutige Ausläufer nach oben, die sogenannte *Membrana reuniens superior* oder die häutigen Wirbelbogen, welche eine vollständige Scheide um das Rückenmark darstellen, die nur da unterbrochen ist, wo in der Gegend der späteren *Foramina intervertebralia* die großen Spinalganglien ihre Lage haben. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den Säugetieren, und stellt Fig. 249 meiner Entwickelungsgeschichte, 2. Aufl., einen früheren Zustand der Wirbelsäule des Kaninchens dar.

Häutige Wirbelsäule.

Nachdem die häutige Wirbelsäule eine kurze Zeit bestanden hat, wandelt sich dieselbe in die knorpelige Wirbelsäule um, in welcher zum ersten Male die Anlagen der bleibenden Wirbel als besondere Organe auftreten. Diese Umwandlung geschieht so (Fig. 129), dass in dem die *Chorda dorsalis* umgebenden Achsengebilde von Stelle zu Stelle durch histologische Differenzierung rings um die Chorda herum Knorpelgewebe auftritt, welches Gewebe dann auch eine Strecke weit in die häutigen Bogen hinein sich entwickelt. So entstehen wie aus einem Gusse geformte zahlreiche Anlagen knorpeliger Wirbelkörper mit dazu gehörenden knorpeligen Wirbelbogen, welche letzteren jedoch anfangs an der Dorsalseite nicht vereinigt sind, sondern das Rückenmark in großer Breite unbedeckt lassen (Fig. 131).

Knorpelige Wirbelsäule.

Anmerkung. Eine eigentümliche Darstellung der Entwickelung des knorpeligen Wirbels gibt FRORIEP vom Hühnchen (Arch. v. HIS u. BRAUNE,

1883). Die knorpeligen Wirbelbogen entstehen am Ende des fünften Brüttages und verbinden sich unter der Chorda durch durch eine hypochordale Knorpelspange. An der kaudalen Seite dieser Spange tritt um dieselbe Zeit und, wie es scheint, selbständig der knorpelige Wirbelkörper auf, als ein unpaares, unter der Chorda gelegenes Stück. Später verschmilzt der Körper und die hypochordale Spange, die sich allmählich zurückbildet, der Körper umwächst die Chorda und vereint sich mit den Bogen. An den knorpeligen Halswirbeln des Menschen fand auch ich besondere Entwickelungsvorgänge, über die an einem andern Orte berichtet werden soll.

Der nicht zu den knorpeligen Wirbelanlagen sich umbildende Teil der häutigen Wirbelsäule gestaltet sich zu den *Ligamenta intervertebralia* und den übrigen Wirbelbändern, doch geht die Umwandlung in diese Teile zum Teil sehr langsam vor sich, und erhält sich z. B. die ursprüngliche *Membrana reuniens superior* noch lange Zeit als Verschluss des Wirbelkanales. Beachtung verdient ferner, dass die Zwischenwirbelbänder anfangs den knorpeligen Wirbelkörpern im Baue sehr nahe stehen und auch später, wenn das Bindegewebe in ihnen schon entschiedener auftritt, neben denselben reichliches Knorpelgewebe entwickeln, Verhältnisse, die im Hinblicke auf die Wirbelsäulen der niederen Wirbeltiere nicht ohne Interesse sind.

Beziehungen der Urwirbel zu den knorpeligen Wirbeln.

Mit Hinsicht auf die Beziehungen der knorpeligen Wirbel zu den Urwirbeln, so hat Remak beim Hühnchen gefunden, dass dieselben einander nicht entsprechen. Es geht nämlich bei den Vögeln nicht einfach jeder Urwirbel in einen knorpeligen Wirbel über, vielmehr gliedert sich die durch Verschmelzung der eigentlichen Urwirbel entstandene häutige Wirbelsäule bei ihrem Übergange in das Knorpelstadium neu in der Art, dass die Grenzen der knorpeligen Wirbelkörper den mittleren Regionen der früheren Urwirbel und umgekehrt entsprechen, so dass somit die *Ligamenta intervertebralia* aus den mittleren Teilen der früheren Urwirbel hervorgehen würden. Ganz dieselbe »Neugliederung« der Wirbelsäule findet sich nach meinen Untersuchungen auch beim Kaninchen, und lässt sich daher vermuten, dass dieselbe den Säugetieren überhaupt und auch dem Menschen zukommt.

Die Verknorpelung der Wirbelsäule beginnt beim Menschen im Anfange des 2. Monates, und ist schon in der 6.—7. Woche eine vollständige Säule von knorpeligen Körpern mit dünnen häutigen *Ligamenta intervertebralia* vorhanden. Hierbei bleibt die Chorda anfänglich noch erhalten, beginnt jedoch schon jetzt im Innern der Wirbelkörper zu verkümmern, während sie in den Zwischenbändern und den angrenzenden Teilen der knorpeligen Wirbel gut entwickelt ist, so dass sie nun auf Längsschnitten das perlschnurartige Ansehen zeigt, das Fig. 129 wiedergibt. In den Wirbelbogen schreitet die Verknorpelung langsam

weiter, und sind in der achten Woche die Bogen nicht mehr ausgeprägt, als Fig. 131 zeigt, so dass das Rückenmark und die zwei Reihen Spinalganglien neben demselben um diese Zeit einfach von der *Membrana reuniens superior* bedeckt sind, welche als direkte Fortsetzung des Perichon-

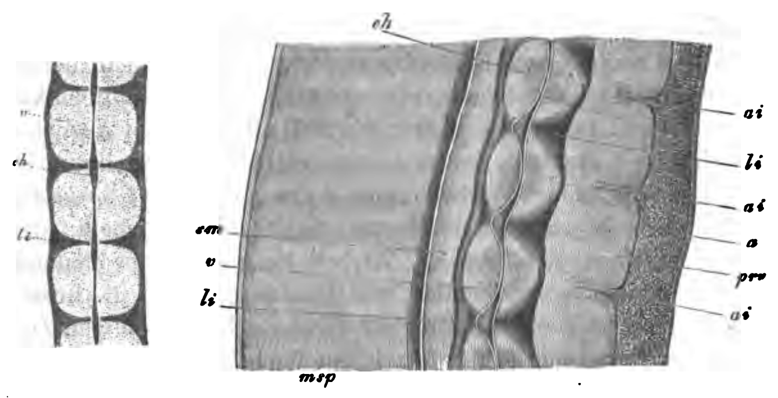


Fig. 129. Fig. 130.

drium der Wirbelbogen erscheint. Im 3. Monate wachsen die knorpeligen Bogen, die dem Gesagten zufolge mit dem Wirbelkörper stets ein Stück ausmachen, weiter gegen die obere Mittellinie, doch ist auch um diese Zeit der Wirbelkanal in der Lumbal- und Sakralgegend und ebenso in der Halsgegend noch ziemlich weit offen (Fig. 131), während am Rücken die Bogen schon zur Berührung gekommen sind.

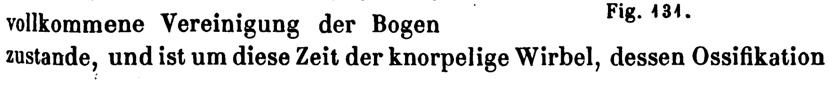


Fig. 131.

Im vierten Monate kommt dann die vollkommene Vereinigung der Bogen zustande, und ist um diese Zeit der knorpelige Wirbel, dessen Ossifikation

Fig. 129. Senkrechter frontaler Längsschnitt durch einige Brustwirbel eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Gegend der Chordareste, vergrößert. *v* knorpeliger Wirbelkörper; *li Ligamentum intervertebrale; ch* Anschwellung der Chorda zwischen zwei Wirbeln.

Fig. 130. Sagittaler Längsschnitt durch 4 Lendenwirbel eines 16 Tage alten Kaninchenembryo, 26mal vergr. *a Aorta abdominalis*; *ai Arteriae intervertebrales*; *v* knorpelige Wirbelkörper; *li Lig. intervertebralia* mit den Chordaverbreiterungen; *ch* dünne Teile der Chorda; *msp Medulla spinalis*; *sm* submedullares gallertartiges Gewebe; *prv* prävertebrale Bindesubstanz.

Fig. 131. Querschnitt durch einen Brustwirbel und zwei Rippenköpfchen eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo, vergrößert. *ch* Chorda; *cv* knorpeliger Wirbelkörper; *pr* Querfortsatz; *a* Wirbelbogen; *c* Rippe.

freilich schon begonnen hat, vollkommen ausgebildet und im wesentlichen mit allen den Teilen versehen, die der spätere knöcherne Wirbel besitzt.

Steißbein. Kreuzbein.

Nach dem eben dargelegten Plane nun entwickelt sich beim Menschen die große Mehrzahl der Wirbel. Eine Ausnahme bilden die Steißbeinwirbel, deren Maximalzahl, wenn das Sacrum mit dem 29. Wirbel endigt, nach E. ROSENBERG sechs beträgt, indem bei denselben die Bogenteile entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen sich ausbilden. Dagegen enthalten die Wirbelkörper, mit Ausnahme des 35. Wirbels (ROSENBERG), wenn sie ausgebildet sind, in ihrem Innern, ebenso wie die andern Wirbelkörper, anfangs noch die *Chorda dorsalis*. Eigentümlich ist dagegen wiederum den Steißbeinwirbeln, dass die letzten derselben (der 33.—35. Wirbel) im knorpeligen Zustande mit den Seitenteilen untereinander verschmelzen können (E. ROSENBERG), welche Verschmelzung bei den Sakralwirbeln im knorpeligen Zustande typisch vorkommt und in der Regel fünf Wirbel (den 25.—29.) betrifft, aber bis zum 30. und 31. reichen kann (E. ROSENBERG).

Atlas.

Der *Arcus anterior* des Atlas entsteht zwar nach Art eines knorpeligen Wirbelkörpers und entwickelt aus sich die Bogen, doch hat RATHKE gezeigt (Nr. 14), dass der Atlaskörper im Zahne des Epistropheus zu suchen ist, eine Annahme, die eine weitere Bestätigung darin fand, dass RATHKE bei den Schildkröten die Chorda auch im *Os odontoideum* und im *Ligamentum suspensorium dentis* nachwies, was zuerst H. MÜLLER für die Säugetiere und den Menschen bestätigte.

Verknöcherung der Wirbelsäule.

Die Verknöcherung der Wirbelsäule beginnt am Ende des zweiten Monates, und zwar ossifizieren die Wirbel im allgemeinen von drei Punkten aus, je einem in den Bogen und einem im Körper, von denen die ersteren früher entstehen (in der 7. Woche) als der letztere. Der letztere Knochenpunkt bildet sich in den letzten Rückenwirbeln zuerst, um von da nach beiden Seiten fortzuschreiten, und tritt in der Nähe der *Chorda dorsalis* und zwar erst hinter derselben auf (ROBIN), um dann bald die Chorda zu umschließen. Gleichzeitig mit diesem Ossifikationspunkte, der nach SCHWEGEL aus zwei getrennten Brücken sich entwickelt, die erst am Ende der Fötalperiode verschmelzen, bemerkt man auch Blutgefäße im Knorpel, welche vom Perichondrium aus eindringen und sich schon vor der Verknöcherung zu bilden scheinen. Sehr bald wird nun durch den größer werdenden Ossifikationspunkt die Chorda ganz verdrängt, so dass man im Innern der Wirbelkörper später nichts mehr als einen Kalk- und Knochenpunkt oder durch Auflösung von jungem Knochengewebe gebildete Markräume findet.

Ähnliche Knochenpunkte treten früher als in den Wirbelkörpern

in den Bogen auf und zwar an der Stelle, wo der Bogen mit dem Körper zusammenhängt, und von diesen drei Knochenpunkten aus entwickelt sich dann die Hauptmasse des Wirbels. Ziemlich rasch wuchern nämlich diese Ossifikationspunkte weiter, erreichen im vierten oder fünften Monate die Oberfläche des Knorpels und kommen auch einander immer näher. So entstehen schließlich knöcherne Wirbel, welche aus drei Stücken zusammengesetzt sind, einem Körper, der etwas kleiner ist als das, was in der Osteologie Wirbelkörper heißt, und zwei Bogenstücken, welche außer den Quer- und Gelenkfortsätzen auch die Seitenteile der Wirbelkörper bilden, die die Rippengelenkflächen tragen. Bogen und Körper sind durch dünne Knorpelplatten verbunden, und zwischen den Bogen selbst befindet sich eine dickere Knorpelmasse, welche nach und nach in einen knorpeligen Dorn auswächst. Dieser mittlere Knorpel der Bogen ist in der primitiven Anlage der Wirbel nicht mit enthalten und entsteht nicht durch histologische Umwandlung der *Membrana reuniens superior* in Knorpel, sondern durch Wachstum und spätere Verschmelzung der ursprünglichen knorpeligen Bogenhälften. — Die Vereinigung der drei Teile des knöchernen Wirbels beginnt an den Bogen während des ersten Lebensjahres, so dass man im zweiten Jahre die knöchernen Bogen in der Bildung begriffen findet. Etwas später, zwischen dem dritten und achten Jahre, vereinigt sich dann auch der Körper mit dem Bogen.

Ossifikation von Atlas und Epistropheus.

Wie bei der ersten Bildung, so verhalten sich der Atlas und der Epistropheus auch bei der Verknöcherung abweichend. Der Atlas verknöchert von drei Punkten aus, von denen zwei die Stelle der Bogen einnehmen und ebenso früh wie bei den andern Wirbeln entstehen, der dritte im ersten Jahre im *Arcus anterior* auftritt und einem Teile des Wirbelkörperkernes der andern Wirbel gleichwertig erachtet werden darf. Die knöchernen Bogen vereinen sich im 3. Jahre, und bildet sich vorher manchmal ein besonderer Kern im Dorne. Ihre Verschmelzung mit dem vorderen Stücke fällt dagegen ins 5.—6. Jahr. Der Epistropheus hat die drei Kerne der andern Wirbel und außerdem noch einen vierten im Zahne, der den Hauptteil des Wirbelkörpers des Atlas darstellt. Die Kerne im Körper und im Zahne entstehen im 4. und 5. Fötalmonate und verschmelzen erst im 6. und 7. Jahre vollständig auch im Innern, wobei es zur Bildung einer unvollkommenen Ossifikation im Zwischenknorpel kommen kann, welche, wie ein ähnlicher nicht beständiger Kern in der bis zum 6. Jahre knorpelig bleibenden Spitze des Zahnes, den Epiphysenplatten der andern Wirbel sich vergleichen lässt.

Os sacrum.

Das Kreuzbein entwickelt sich aus fünf Wirbeln, welche alle aus denselben drei Stücken hervorgehen, wie die übrigen Wirbel, zu denen dann bei den ersten drei oder (QUAIN, GEGENBAUR) vier Wirbeln im

6.—8. Fötalmonate noch accessorische, Rippen homologe Stücke hinzukommen, die am ventralen Teile des seitlichen breiten Anhanges ihren Sitz haben. Die Vereinigung der drei Hauptteile dieser Wirbel findet von unten nach oben fortschreitend im 2.—6. Jahre statt und etwas später die der seitlichen Kerne der oberen Wirbel, von denen ebenfalls die unteren am frühesten verschmelzen.

Die Verschmelzung aller Kreuzbeinwirbel untereinander, die anfangs durch dünne *Ligamenta intervertebralia* geschieden sind, beginnt im 18. Jahre von unten nach oben fortschreitend, so dass die Vereinigung der ersten zwei Wirbel meist erst nach dem 25. Jahre statthat. Vorher erhalten jedoch alle Kreuzbeinwirbel nach der Pubertät knöcherne Epiphysenscheiben wie die andern Wirbel, zu welchen Knochenkernen sich dann noch im 18.—20. Jahre je zwei seitliche Platten, eine obere an der *Superficies auricularis* und eine untere neben den zwei letzten Wirbeln gesellen, die um das 25. Jahr mit dem Hauptknochen sich verbinden.

Os coccygis.

Von den vier typischen Steißbeinwirbeln hat jeder einen Knochenkern, der im ersten Wirbel meist noch vor der Geburt, im zweiten zwischen dem 5. und 10. Jahre, im dritten etwas früher und im vierten nach der Pubertät entsteht. Die Verschmelzung der drei unteren Wirbel untereinander fällt in das 3. oder 4. Dezennium und die Verbindung dieser mit dem ersten Wirbel und dem Sacrum in noch spätere Zeiten.

Accessorische Knochenpunkte der Wirbel.

Zu den drei Knochenpunkten nun, welche die Hauptmasse der Wirbel darstellen, gesellen sich in späteren Jahren noch viele accessorische. Dieselben finden sich 1) an den Spitzen aller Dornfortsätze, 2) an den Spitzen aller Querfortsätze, in beiden Fällen einfach oder doppelt, 3) an den *Processus mammillares* der Lendenwirbel, 4) vereinzelt an den Gelenkfortsätzen, 5) als Rippen homologe Teile an den ventralen Schenkeln der Querfortsätze der Halswirbel in einzelnen Fällen und zwar vor allem am 7., aber auch am 2., 5. und 6. Wirbel, und 6) an den Endflächen der Wirbelkörper in Gestalt der sogenannten Epiphysenplatten. Alle diese Kerne erscheinen im allgemeinen spät, vom 8. bis zum 15. Jahre nach Schwegel, und verschmelzen erst um das 25. Jahr bei der Vollendung des Wachstums mit der Hauptmasse der Wirbel.

Ligamenta intervertebralia. Chordareste derselben.

Nun noch einige Bemerkungen über die *Ligamenta intervertebralia*. Während in den Körpern der Wirbel die Chorda sehr früh verschwindet, sobald die Ossifikationspunkte auftreten, findet sich in den *Lig. intervertebralia* gerade das Gegenteil. Wie oben bemerkt wurde, ist schon im 2. Monate die Chorda in den Zwischenwirbelbändern stärker entwickelt, und bei weiterer Verfolgung zeigt sich, dass dieser Chordarest mit der Wirbelsäule fortwuchert und den Hauptteil der späteren Pulpa der *Lig. intervertebralia* bildet und noch beim Erwachsenen vorhanden ist.

Aber nicht nur in den *Lig. intervertebralia*, sondern auch in den knorpeligen Teilen der Wirbelsäule erhält sich die Chorda lange, und zeigen die lange knorpelig bleibenden Teile, wie das Steißbein, der Zahn des Drehers und die Schädelbasis, noch bei der Geburt und darüber hinaus Chordareste.

Ich wende mich nun zur Entwickelung der Rippen und des Brustbeines.

Rippen.

Die Rippen sind Produkte der Urwirbel oder der primitiven häutigen Wirbelsäule, welche, wie bereits früher angegeben wurde, in noch weichem Zustande gleichzeitig mit der Muskelplatte und den Spinalnerven, von denen die erstere ebenfalls aus den Urwirbeln sich entwickelt, in die ursprüngliche Bauchwand hineinwachsen. Gleichzeitig mit den Wirbeln verknorpeln im 2. Monate auch diese Fortsätze der Achse und entstehen die Anlagen der knorpeligen Rippen, welche jedoch von Anfang an von den Wirbeln abgegliedert und durch eine weiche Bandmasse mit denselben verbunden sind, welche nichts anderes als ein Überrest des Blastems der häutigen Wirbelfortsätze ist. Die knorpeligen Rippenanlagen sind kurze Stäbchen, welche in dem hinteren Teile der seitlichen Leibeswandungen ihre Lage haben und, einmal gebildet, langsam in der ursprünglichen Bauchwand oder der *Membrana reuniens inferior* immer weiter gegen die vordere Mittellinie zu wachsen. Das

Brustbein.

Brustbein entsteht nach RATHKES Entdeckung (MÜLLERS Archiv, 1838, S. 365) durch die Verwachsung zweier Knorpelstreifen, die mit den vorderen Enden der wahren Rippen zusammenhängen. Weitere Untersuchungen von PARKER, GÖTTE, mir und HOFFMANN und vor allem die vortreffliche Arbeit von G. RUGE über das Sternum menschlicher Embryonen (Unt. ü. Entwickelungsvorgänge am Brustbein d. Menschen, 1880), die ich für einen Embryo der 8. Woche, bei dem das Sternum von der 3. Rippe an noch gespalten war, bestätigen kann, haben über die Einzelheiten dieses Vorganges folgendes ergeben. Die vorderen Enden der knorpeligen Brustbeinrippen verschmelzen, nachdem sie die Seitenteile der vorderen Brustwand erreicht haben, mit ihren vorderen Enden zu einer in der Längsrichtung verlaufenden Knorpelleiste, der »Sternalleiste« von RUGE, worauf dann die Leisten beider Seiten von dem proximalen nach dem distalen Ende fortschreitend einander entgegenwachsen und verschmelzen, während zugleich zum Teil vor, zum Teil nach der Verschmelzung die Rippen von den Sternalleisten sich abgrenzen. Ist dies geschehen, so verbinden sich dann noch die distalen Enden der Sternalleisten, die genetisch zu den vordersten falschen Rippen in Beziehung zu stehen scheinen (RUGE), untereinander und bilden den *Processus ensiformis*. Am knorpeligen Brustbeine entstehen dann

später quere Trennungslinien, die dasselbe in drei Stücke zerfällen, und am Körper sind von HOFFMANN und zum Teil auch von RUGE weitere solche Trennungslinien oder Andeutungen von solchen auch zwischen dem 2., dem 5. und 6. Rippenpaare gesehen worden, Beweise einer Zusammensetzung des Organes aus hintereinanderliegenden Metameren, wie solche bei den Edentaten deutlich sich erhalten haben (HOFFMANN). Diese Entwickelungsweise des Brustbeines aus zwei Hälften erklärt jene bekannten Missbildungen, welche man mit dem Namen der Brustbeinspalten (*Fissurae sterni*) bezeichnet. Es sind dies Fälle, in denen die Brustbeinhälften nicht ganz zur Vereinigung gelangen, sondern größere oder kleinere Lücken als Überreste der ursprünglichen großen Lücke zwischen den Rippen vorkommen und in der Mitte der Brust nur die Haut als Bedeckung sich findet. Am *Processus ensiformis* sind die Lücke in der Mitte und das gabelig geteilte Ende in derselben Weise zu deuten.

Über dem *Manubrium sterni* hat RUGE bei menschlichen Embryonen zwei kleine Knorpelstücke (Suprasternalstücke) gefunden, die später untereinander und mit dem Manubrium verschmelzen und vielleicht mit einer untersten Halsrippe genetisch zusammengehören. Eine andere Bildung ist eine Knorpelplatte, die am Sternalteil des Sternokostalgelenkes sich entwickelt, bei Embryonen von 10—12 cm Länge am ausgebildetsten ist und dem Episternum der Säuger entspricht. RUGE deutet überhaupt alle intersternoklavikularen Bildungen als Episternum und wären somit die Zwischenscheibe und die beiden Gelenkhöhlen dieser Gegend als episternal anzusehen.

Nach den Untersuchungen von E. ROSENBERG (l. c.) entwickeln beim menschlichen Embryo auch die Lendenwirbel knorpelige Rippenrudimente, die später mit dem Querfortsatze verschmelzen und in den vorderen Teil desselben übergehen. Die beim Menschen nicht selten vorkommende 13. Rippe am 20. Wirbel ist eine weitere Entwickelung der ersten dieser Lumbalrippen.

Ossifikation des Brustbeines.

Die Verknöcherung des knorpeligen Brustbeines beginnt ziemlich spät, d. h. vom 6. Fötalmonate an, indem sich meist ein Knochenpunkt im Manubrium, eine gewisse wechselnde Zahl von solchen (4—13 nach SCHWEGEL), die häufig paarweise in 3—4 Querreihen stehen, im Körper und dann gewöhnlich noch ein Punkt im späteren *Processus ensiformis* bildet. Später beim reifen Embryo und im ersten Jahre verschmelzen die einzelnen Punkte des Körpers zu drei bis vier größeren Stücken, welche vom 4. Jahre an auch noch von unten nach oben so miteinander sich verbinden, dass der Knochen nur noch die bekannten drei Stücke zeigt, deren weitere Verhältnisse uns nicht berühren.

Ossifikation der Rippen.

Die Rippen verknöchern sehr früh, schon im zweiten Monate, jede

mit einem Knochenkerne, der sich rasch nach beiden Seiten ausbreitet, so dass dieselben schon im dritten Monate eine erhebliche Länge haben.

Wie andere Röhrenknochen wachsen dann die Rippen teils auf Kosten des Knorpelrestes — von dem übrigens ein Teil zu den bleibenden Rippenknorpeln sich gestaltet — teils vom Perichondrium aus weiter, bis endlich in später Zeit (vom 8.—14. Jahre nach Schwegel) in den Knorpeln der Köpfchen und Höcker Epiphysenkerne sich bilden, die zwischen dem 14.—18.—25. Jahre mit der Diaphyse verschmelzen.

§ 23.

Entwickelung des Schädels, häutiges und knorpeliges Primordialkranium. Chorda im Schädel.

Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Zustände, den häutigen, knorpeligen und knöchernen, von denen wir die beiden ersten mit einem von Jacobson zuerst gebrauchten Namen die Primordialschädel heißen. Ferner ist hervorzuheben, dass auch der Schädel in erster Linie aus einem Blasteme hervorgeht, welches zu den Seiten und am vorderen Ende der Chorda sich findet, oder, um mit den Worten der neueren Entwickelungsgeschichte zu reden, aus den Urwirbelplatten des Kopfes unter Mitbeteiligung der Chorda sich entwickelt.

Häutiger Primordialschädel.

Betrachten wir nun zunächst die Art und Weise der Entwickelung des häutigen Primordialschädels, so finden wir, dass derselbe, wie bereits in den früheren §§ 7, 8 und 16 vom Hühnchen und Kaninchen dargestellt wurde, aus den vordersten Teilen der Urwirbelplatten des Mesoderms sich hervorbildet, welche im Bereiche des Kopfes bei den höheren Wirbeltieren niemals in Urwirbel zerfallen und auch nie von den Seitenplatten sich trennen. An diesen Urwirbelplatten des Kopfes oder den Kopfplatten hat man von ihrem ersten Auftreten an zwei Abschnitte zu unterscheiden: einen hinteren Abschnitt, der, ebenso wie die Anlage der Wirbelsäule, noch die Chorda enthält, und einen vorderen Teil, in welchem das Mesoderm im Bereiche der Stammzone, ohne in Chorda und Urwirbelplatten zerfallen zu sein, eine zusammenhängende Platte darstellt.

Die Art und Weise, wie der chordafreie Abschnitt der Kopfplatten die Schädelanlage bildet, wird aus Fig. 132 ersichtlich. Anfänglich ganz flach ausgebreitet, nimmt derselbe im Zusammenhange mit der Bildung der Rückenfurche am Kopfe eine rinnenförmig vertiefte Gestalt an und entwickelt zugleich an seinem Rande dorsalwärts eine Leiste, welche allmählich gegen die dorsale Mittellinie heraufwuchert und noch vor der Schließung des Gehirns (Fig. 132) eine ansehnliche Entwickelung

gewinnt. Ist einmal das Gehirn geschlossen, so wächst diese Leiste, die der oberen medialen Kante der Urwirbel entspricht und *Membrana reuniens* des Kopfes genannt werden kann, rasch um das Hirnrohr herum und bildet bereits am 3. Tage eine vollständige häutige Kapsel um das Gehirn, wie Fig. 179 von einem Kaninchen von zehn Tagen dies darstellt.

Im chordahaltigen Abschnitte des Schädels sind die Verhältnisse wesentlich dieselben. In Fig. 103 und 37 ist dieser Teil des Schädels

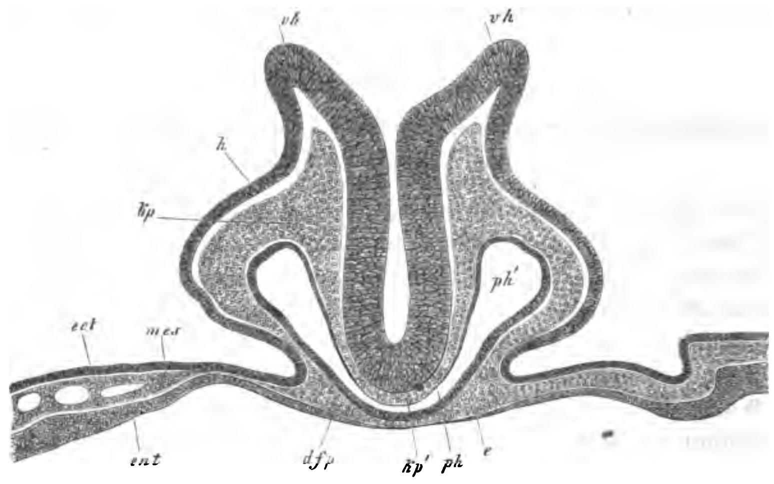


Fig. 132.

mit weit offenem und fast geschlossenem Medullarrohre dargestellt und Fig. 31 gibt ein Bild mit geschlossenem Medullarrohre. Auch in dieser Gegend wird das Gehirn rasch von den Kopfplatten umwachsen, außerdem aber treten dieselben hier auch in besondere Beziehungen zur Chorda, die wesentlich die nämlichen sind, wie sie am Rumpfe zwischen Chorda und Urwirbel bestehen. Anfänglich liegt die Chorda frei zwischen den verschmälerten medialen Rändern der Kopfplatten, einerseits an das Entoderm des Vorderdarmes, anderseits an die Medullarplatte angrenzend. Bald aber wird die Chorda erst an der unteren Seite (Fig. 30) und dann auch an der oberen Seite von den Kopfplatten um-

Fig. 132. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Hühnerembryo von 28 Stunden gerade durch den Rand der vorderen Darmpforte (Nr. XXb). Vergr. 100mal. *vh* weitklaffende Ränder des Vorderhirnes (offene Rückenfurche des Kopfes); *h* Hornblatt seitlich am Kopfe; *kp* mittleres Keimblatt oder Kopfplatten (Urwirbelplatten des Kopfes) seitlich am Medullarrohre; *kp'* dieselben unter dem Hirn an der Schädelbasis ohne Chorda; *ph* mittlerer spaltenförmiger Teil des Vorderdarmes (Pharynx); *ph'* seitlicher weiterer Teil; *dfp* vordere Schlundwand oder Darmfaserplatte des Schlundes (Schlundplatte); *e* Schlundepithel; *ect, mes, ent* die drei Keimblätter in der *Area opaca* neben dem Kopfe.

wachsen (Fig. 107), und dann ist die Anlage auch dieses Teiles des Schädels im häutigen Zustande vollendet.

Die weiteren Veränderungen des häutigen Schädels betreffen in erster Linie den vordersten chordafreien Abschnitt desselben, der zugleich mit dem Auftreten der Schädelkrümmungen nach und nach immer mehr an Masse zunimmt und schließlich zu dem ganzen Teile sich gestaltet, der dem vorderen Keilbeine und der Nasengegend entspricht, welchen wir von nun an als Spheno-ethmoidalteil oder als prächordalen oder (Gegenbaur) prävertebralen Abschnitt bezeichnen wollen.

Um die hierbei stattfindenden Vorgänge richtig würdigen zu können, werfen wir in erster Linie einen Blick auf Fig. 40. In diesem Zeitpunkte ist der Kopf noch fast ganz gerade und besteht sozusagen nur aus dem chordaführenden Abschnitte, der von dem Punkte *uw'* hinter den Gehörgruben *g*, allwo der Kopf beginnt, bis zu einem Punkte in der Höhe der Buchstaben *ect* unmittelbar vor dem blinden Ende des Vorderdarmes sich erstreckt, während der chordafreie Teil des Schädels nur durch die kurze Gegend dargestellt wird, die in der Höhe der Buchstaben *kk* liegt. Auch nachdem die Kopfkrümmung begonnen hat, ändert sich dieses Verhältnis anfänglich noch nicht, wie Fig. 109 darthut, in welcher das dem Buchstaben *h* entsprechende Stück der Schädelbasis den ganzen späteren Spheno-ethmoidalteil darstellt; doch zeigt diese Figur eine andere wichtige Umgestaltung gegen früher, nämlich die Bildung einer Leiste an der inneren Fläche der Schädelbasis bei *ms*, welchen sogenannten mittleren Schädelbalken Rathkes ich als den vorderen Schädelbalken oder die primitive Sattellehne bezeichnen will.

Während nun der Kopf immer mehr sich krümmt und zugleich der vorderste Teil desselben, entsprechend der mächtigen Vergrößerung des Vorderhirnes und Zwischenhirnes oder der früheren ersten Hirnblase, ansehnlich zunimmt, wächst auch der Spheno-ethmoidalteil rasch und gestaltet sich je länger je mehr zu einem ansehnlichen Abschnitte des Schädels. Ein solches Zwischenstadium zeigt Fig. 133, in welcher alles, was vor dem Buchstaben *p* gelegen ist, den vergrößerten Spheno-ethmoidalteil darstellt. Zugleich ergibt diese Figur, dass, gleichzeitig mit der Ausdehnung der Schädelbasis nach vorn, auch der vordere Schädelbalken *t* mächtig sich erhebt, während zugleich noch andere Fortsätze an der inneren Oberfläche des Schädels dazutreten, die die Schädelhöhle in Unterabteilungen für die einzelnen Abschnitte des Gehirnes sondern. In diesem Stadium ist nun übrigens der Spheno-ethmoidalteil noch sehr dünn und auch mit dem Spheno-occipitalteil der Schädelbasis scheinbar außer aller Verbindung, was daher rührt, dass um diese Zeit eine Ausstülpung der Schlundhöhle (bei *p*) durch die

Schädelbassis statthat, welche zur Bildung eines Teiles der Hypophysis in Beziehung steht. Doch sind diese Verhältnisse nur von kurzer Dauer, indem die Lücke in der *Basis cranii* rasch sich schließt und der vor derselben gelegene Teil bald mächtig sich verdickt und auch, beim Menschen langsamer, bei Tieren rascher, sich verlängert. Fig. 134 zeigt von einem acht Wochen alten menschlichen Embryo den Spheno-ethmoidalteil bereits recht gut entwickelt und in ununterbrochener Verbindung mit dem hinteren Teile der Schädelbasis, an welcher außer dem stark entwickelten vorderen Schädelbalken noch ein von mir vor Jahren schon beschriebener hinterer Fortsatz (4) sichtbar ist, den ich den hinteren Schädelbalken nenne. Noch deutlicher sind diese Verhältnisse an dem Schädel eines Tieres (Fig. 135), bei welchem nun freilich der Ethmoidalteil der Basis deutlich als Schnauze vortritt.

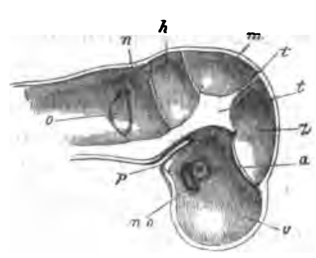


Fig. 133.

Der im Vorigen beschriebene Schädel mit Ausnahme der zwei zuletzt geschilderten Kranien ist nichts anderes als das sogenannte häutige Primordialkranium, doch ist zu betonen, dass eigentlich nur ein Teil desselben zur Bildung des späteren Schädels verwendet wird. Abgesehen nämlich von einer Schicht, die zu den äußeren Bedeckungen und den Deckknochen des späteren knöchernen Schädels sich gestaltet und jetzt noch nicht deutlich unterscheidbar ist, enthält das häutige Kranium auch die Anlagen aller Hirnhäute in sich, und sind namentlich die an demselben beschriebenen Fortsätze nach innen nichts



Fig. 134.

Fig. 133. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrößert dargestellt. *a* unbestimmt durchschimmerndes Auge; *no* hohler platter *Nervus opticus*; *v, z, m, h, n* Gruben der Schädelhöhle, die das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn enthalten; *t* mittlerer Schädelbalken oder vorderer Teil des *Tentorium cerebelli*; *t'* seitlicher und hinterer Teil des *Tentorium*, jetzt noch zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn gelegen; *p* Ausstülpung der Schlundhöhle, die Rathke zuerst mit der Bildung der Hypophysis in Zusammenhang gebracht hat; *o* primitives Gehörbläschen mit einem oberen spitzen Anhange durchschimmernd.

Fig. 134. Senkrechter Durchschnitt durch den Schädel eines acht Wochen alten menschlichen Embryo in natürlicher Größe. Die Schädelbasis erhebt sich in der Gegend der späteren Sattellehne in einen großen, mittleren, am Ursprunge im Innern knorpeligen, sonst häutigen Fortsatz, welcher der mittlere Schädelbalken Rathkes ist. Von diesem zieht sich bis zu 2 eine Falte der harten Hirnhaut, das *Tentorium cerebelli*, zu dem auch der häutige Teil des erwähnten Fortsatzes gehört. Die kleine Grube vor dem *Tentorium* unmittelbar über dem Fortsatze ist für das Mittelhirn

als vergängliche oder bleibende Teile der *Dura* und *Pia mater*. Auch kann man schon in diesem Stadium an vielen Stellen den Anteil der einen und der andern Bildungen ganz deutlich unterscheiden, vor allem an der Schädelbasis, wo die *Meninx vasculosa* durch eine kolossale Entwickelung sich auszeichnet. Der vordere und der hintere Schädelbalken bestehen in ihrer ganzen Dicke aus einem lockeren gefäßreichen Gallertgewebe, das später fast ganz *Pia mater* wird, und ein ähnliches Gewebe zieht sich auch von einem Balken zum andern längs der Schädelbasis hin und erstreckt sich abwärts vom hinteren Balken bei Säugetieren längs der ganzen hinteren Fläche der Wirbelsäule herab (Fig. 130 *sm*). In diesem Gallertgewebe der Schädelbasis verläuft die *Arteria basilaris* und ihre Äste, und hebe ich besonders hervor, dass dieses Gefäß den vorderen Schädelbalken in seiner ganzen Höhe durchläuft und erst an dessen oberem Rande in seine Äste sich teilt.

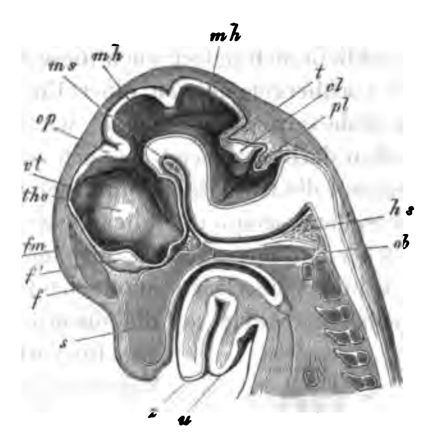


Fig. 135.

Sieht man von diesen Teilen ab, die zu den Hirnhäuten und zur äußeren Haut sich gestalten, so bleibt als häutiges Kranium immer

(Vierhügel), die größere Grube zwischen 2 und 3 für das Cerebellum. Bei 3 ist eine Falte der Hirnhaut, die zwischen Cerebellum und *Medulla oblongata* sich einsenkt, für welche letztere die Grube hinter dieser Falte bei 4 bestimmt ist. In diese erhebt sich noch eine kleine Kante der Basis, die unmittelbar hinter dem Pons liegt und dem hintersten Teil der Schädelbasis entspricht. Der größere Raum der Schädelhöhle vor dem großen Basilarfortsatze wird nochmals durch eine seitliche Hirnhautfalte bei 1 in zwei Räume geschieden, von denen der vordere das große Hirn, der hintere den Sehhügel mit den entsprechenden Basalteilen (*Tuber cinereum; Hypophysis* etc.) enthält. Der vorderste höhere Teil der Schädelbasis ist das Siebbein und der Nasenteil derselben. — Zur besseren Orientierung vergleiche man die spätere Zeichnung des Gehirnes eines Embryo aus dem 3. Monate.

Fig. 135. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge (Kopflänge 1,46 cm), sagittal in der Medianebene durchschnitten, 3mal vergr. *u* Unterkiefer; *z* Zunge; *s Septum narium; ob Occipitale basilare; tho Thalamus opticus; vt* Decke des *Ventriculus tertius; cp Commissura posterior; mh* Mittelhirn mit einer zufällig entstandenen Falte; *ms* der mittlere Schädelbalken v. RATHKE (vorderer Schädelbalken, ich); *hs* hinterer Schädelbalken; *f Falx cerebri; f'* Schlussplatte des Vorderhirnes; *fm* in der Verlängerung dieser Linie das *Foramen Monroi*, von welchem aus eine Rinne rückwärts und abwärts zum Sehnerven zieht, der hohl ist; *t Tentorium cerebelli; cl Cerebellum; pl Plexus chorioideus ventriculi IV*.

noch eine ganz geschlossene Kapsel übrig, die, abgesehen von den Durchtrittsstellen der Nerven und Gefäße, nur an einer Stelle eine vorübergehende Unterbrechung oder Lücke zeigt, da nämlich, wo der vordere Lappen des Hirnanhanges als eine Ausstülpung aus der Schlundhöhle sich bildet, welche Gegend der späteren *Sella turcica* entspricht. Es schließt sich jedoch auch diese Gegend bald wieder, und kann daher nur vorübergehend von einer Unvollständigkeit des häutigen Kranium die Rede sein. Ebensowenig wie diese erste Schädelanlage erhebliche Lücken darbietet, zeigt sie auch auffallende Verschiedenheiten mit Hinsicht auf die Dicke ihrer einzelnen Gegenden mit Ausnahme dessen, dass der Spheno-occipitalteil der Basis der dickste Teil des Ganzen ist, in welcher Beziehung jedoch auch noch zu bemerken ist, dass im Anfange in keiner Weise sich unterscheiden lässt, wieviel auf Rechnung der Hirnhäute, wieviel auf die eigentliche Anlage des Schädels kommt.

Verknorpelung des Schädels.

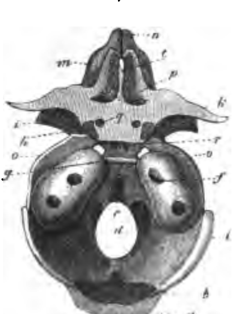


Fig. 136.

Die Verknorpelung des Schädels beginnt beim Menschen im zweiten Monate und führt bald einen bedeutenden Teil des häutigen Kranium in einen festeren Zustand über, während der übrige Teil häutig bleibt (Fig. 136). Zu diesem letzteren gehört das ganze Schädeldach und ein erheblicher Teil der Seitenteile, während die Basis fast ganz knorpelig wird. Genauer bezeichnet ist ganz und gar knorpelig das spätere Hinterhauptsbein, die *Pars petrosa* und *mastoidea* des Felsenbeines, das Keilbein mit den großen und kleinen Flügeln, das Siebbein und die äußere Nase, doch verdienen folgende Punkte als von den Verhältnissen der späteren Zeit abweichend besondere Erwähnung. Erstens ist, gewisse kleine Knorpel am unteren Rande des *Septum narium* ausgenommen (s. unten), die ganze Knorpelmasse zusammenhängend und wie aus einem Gusse, so dass, wenn man von gewissen Teilen der Schädelbasis absieht, die später noch berührt werden sollen, keinerlei Grenzen entsprechend den späteren Trennungen der Knochen sich finden und z. B. auch die knorpelige Nase (Septum und Nasenflügelknorpel) mit den

Fig. 136. Primordialschädel eines drei Monate alten menschlichen Embryo von oben. *a* obere Hälfte der *Squama ossis occipitis; b* untere Hälfte derselben; *c* knorpelige Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis; e Pars basilaris; f Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus; g* Sattellehne, davor zwei Kerne des hinteren Keilbeinkörpers; *h* Kerne in den *Processus clinoidei anteriores; i* größtenteils knöcherne *Ala magna; k Ala parva; l Crista galli; m* Labyrinth des Siebbeines; *n* knorpelige Nase; *o* Knorpelstreif zwischen der Parietalplatte und dem Keilbeine; *p* Frontalplatte oder knorpeliger Verbindungsstreif zwischen der *Ala parva* und den *Lamina cribrosa* (*Commissura orbito-ethmoidea*, DECKER); *q Foramen opticum.*

entsprechenden Teilen des knorpeligen Siebbeines unmittelbar verbunden sind und ebenso die *Cartilago petrosa* mit der knorpeligen Schädelbasis und den knorpeligen Seitenteilen. Zweitens ist der knorpelige Schädel ausgedehnter als die entsprechenden gleichgenannten knöchernen Teile, in welcher Beziehung besonders auf folgendes aufmerksam zu machen ist. Einmal hängen die Labyrinthe des Siebknorpels mit den *Alae parvae* und dem vorderen Keilbeine durch die Frontalplatte (SPÖNDLI; Orbitalplatte, DURSY; Fig. 136 *p*), zusammen, so jedoch, dass zwischen beiden Teilen eine Lücke, das *Foramen spheno-frontale* (SPÖNDLI), übrig bleibt. Zweitens verbreitert sich die knorpelige *Pars mastoidea* so weit nach oben in die Parietalgegend hinein, dass füglich von einem Parietalknorpel oder einer knorpeligen Parietalplatte gesprochen werden kann (Fig. 136 *c*). Endlich hängt diese Parietalplatte auch lateralwärts von der *Cartilago petrosa* mit der *Ala magna* und dem hinteren Keilbeinkörper zusammen, so dass auch eine Art rudimentärer knorpeliger *Squama temporalis* hergestellt wird. HANNOVER, dem wir eine vorzügliche Arbeit über den menschlichen Primordialschädel verdanken (Primordialbrusken etc., Kopenhagen 1880), sowie zwei schöne Abbildungen desselben (Tab. I, Fig. 2 u. 3) konnte diese Verbindung mit der *Ala magna* nicht finden. Viel vollständiger als beim Menschen sind die knorpeligen Kranien gewisser Säugetiere, wie z. B. des Schweines und der Maus. (Man vgl. m. Entw. 2. Aufl. und die sorgfältige Arbeit von DECKER (Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 38).

Entstehung des knorpeligen Primordialkranium.

Die erste Entstehung des knorpeligen Kranium oder Chondrokranium habe ich bei Kaninchenembryonen genau untersucht. Die Verknorpelung beginnt am 14. und 15. Tage des Fötallebens und ist am 16. Tage der knorpelige Primordialschädel bereits fast ganz angelegt. Das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchungen ist, dass die Knorpelbildung an der gesamten Schädelbasis und den unteren Seitenteilen des Schädels, sowie ferner im *Septum narium* und den Seitenteilen der Ethmoidal- und Nasengegend gleichzeitig beginnt und somit das Chondrokranium auf einmal und wie aus e i n e m Gusse entsteht, genau in derselben Weise, wie auch jeder Wirbel mit einem Teile seines Bogens als ein einheitliches Gebilde sich entwickelt. Als selbständig auftretende Bildungen des Chondrokranium erscheinen der Steigbügel, der Amboß und der Hammer mit dem MECKELschen Knorpel.

Das einmal angelegte knorpelige Primordialkranium wächst nicht nur nach allen Richtungen, sondern ändert auch seine Form, setzt neue Teile an und verliert andere. An der Schädelbasis zeigt sich besonders eine einfache Vergrößerung der einmal angelegten Teile, die im Längen- und Höhenwachstume der Nasenscheidewand und in der Vergrößerung der *Cartilago petrosa* ihren beredtesten Ausdruck findet. Doch

zeigen sich auch hier neue Teile, wie vor allem die Sattellehne, die bei der ersten Verknorpelung kaum angelegt ist. Auffallender sind die Veränderungen der seitlichen Knorpelteile, von denen die Labyrinthe des Siebbeines und die seitlichen Nasengegenden die weitgehendsten Umbildungen zeigen (Fig. 137). Dieselben bestehen in lokalen Wucherungen, infolge welcher die Muscheln entstehen und die Nebenhöhlen der Nase. Erstere treten ganz bestimmt als lokale, in bestimmten Richtungen vor sich gehende Wucherungen der knorpeligen Seitenwand der Nase auf, mit denen die Schleimhaut stets gleichen Schritt hält. Von den Nebenhöhlen der Nase hat Dursy zuerst gezeigt, dass dieselben alle in erster Linie als von Knorpel umgebene Ausbuchtungen der Schleimhaut entstehen und anfangs knöcherner Hüllen ganz entbehren. So stellen die primitiven *Sinus sphenoidales* anfangs nichts anderes dar als die hintersten Enden der Labyrinthe des Ethmoidalknorpels und liegen einfach neben dem knorpeligen vorderen Keilbeinkörper, ohne die geringsten Beziehungen zu demselben zu zeigen. In derselben Weise besitzen die Knorpelkapseln des *Sinus maxillaris* anfangs keine Berührungspunkte mit dem Oberkiefer u. s. w.

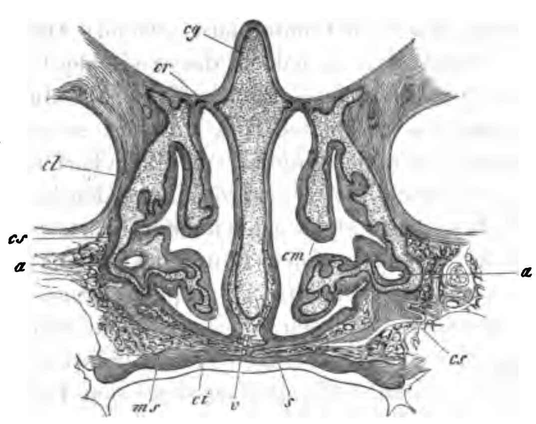


Fig. 137.

Als weitere Beispiele von Umgestaltungen des Chondrokranium hebe ich hervor, dass in der Hinterhaupts- und Parietalgegend der Knorpel anfangs nicht über die unteren Seitenteile hervorgeht und erst später langsam gegen die obere Mittellinie heranwächst, so dass beim *Occipitale* schließlich auch eine Vereinigung der Gelenkteile durch eine *Squama cartilaginea* und weiter vorn knorpelige Parietalplatten ähnlich wie beim Schweine sich bilden. Diese letztgenannten Vorgänge erscheinen von besonderem Interesse, weil sie eine Übereinstimmung des Schä-

Fig. 137. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von fünf Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori.* Zur Seite die Augenhöhlen, unten die Mundhöhle. Vergr. 4mal. *cg Crista galli; cr Foramina cribrosa; cl* seitliche Nasenknorpel; *cs* Knorpel des *Sinus maxillaris; a Antrum Highmori; cm Concha media; ci Concha inferior; ms Maxilla superior; s Septum cartilagineum.*

dels mit den Wirbeln in der Entwickelung herstellen, welche letzteren bei der ersten Knorpelanlage auch gleich mit dem Körper einen Teil der Bogen bilden, den Schlussteil dieser jedoch mit den Dornen erst später ansetzen.

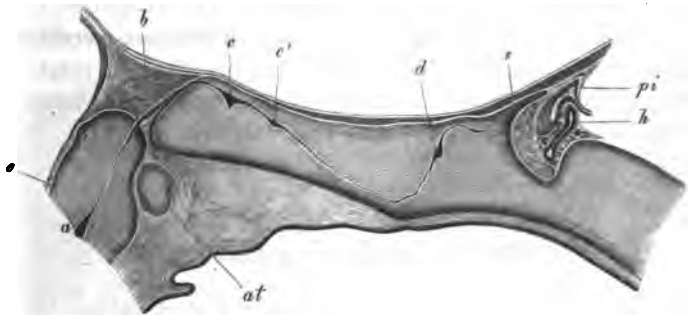


Fig. 138.

Verhalten der Chorda in der Schädelbasis.

Es erübrigt nun noch, das Verhalten der *Chorda dorsalis* in der Schädelbasis zu schildern. Wir wir schon oben sahen, reicht die Chorda niemals bis zum vordersten Schädelende, wie Dursy behauptet, endet vielmehr etwas hinter demselben in einer Gegend, die später, noch vor dem Eintritte der Kopfkrümmung, als dem hintersten Teile des Vorderhirnes entsprechend zu erkennen ist. Sowie die Kopfkrümmung sich einstellt, krümmt sich die Chorda mit dem ganzen Kopfe und endet, das blinde Ende des Vorderdarmes umkreisend, am Ektoderm der Schädelbasis unmittelbar vor der Stelle, wo später die Rachenhaut durchbricht, und hinter dem Punkte, wo dasselbe Ektoderm die oben schon berührte Hypophysisausstülpung bildet (Fig. 109). Die weitere Entwickelung der Chorda in der Schädelbasis ist bei Vögeln und Säugetieren etwas verschieden, und erwähne ich hier nur, dass dieselbe bei den letzteren Geschöpfen aus dem Zahn des Drehers in das *Ligamentum suspensorium dentis* und von hier aus von oben her in den Spheno-occipitalknorpel eintritt. In diesem verläuft sie erst bogenförmig ventralwärts und kann selbst wie beim Kaninchen (ich) und dem Menschen (Froriep) aus dem Knorpel heraus in das Perichondrium treten, um dann zuletzt wieder gegen die *Sella turcica* aufwärts zu steigen und hier zu enden.

Fig. 138. Sagittaler Schnitt durch den hinteren Teil der Schädelbasis eines Schweineembryo von 3,2 cm, 13,3 mal vergr. *e* Zahn des Epistropheus; *at* Atlas; *a* Anschwellung der Chorda zwischen dem Körper und dem Zahne des Epistropheus; *b* Anschwellung der Chorda im *Ligam. suspensorium dentis; c* Anschwellung der Chorda im hinteren Teile des *Occipitale basilare; c'* kleine Chordaverbreiterung davor; *h* Hypophysis mit einer Höhle und einigen Läppchen, darunter Gefäßgeflechte; *pi Processus infundibuli* des Gehirnes; *s* Sattellehne.

Bei einem Embryo von 8 Wochen trat die Chorda aus dem Perichondrium unter der Sattellehne ganz steil aufsteigend in den Keilbeinknorpel bis zum dorsalen Viertel desselben, bildete eine Anschwellung und endete mit zwei Ausläufern, von denen der kürzere nach vorn ging, ohne den Sattel zu erreichen, der andere steil abwärts verlief und im Perichondrium der Schädelbasis des Sattels endete. Beachtung verdient, dass die Schädelchorda später eigentümliche Anschwellungen zeigt, wie in den Intervertebralgegenden der Wirbelsäule, und an gewissen Stellen lange sich verhält, wie Fig. 138 dies zum Teil versinnlicht.

§ 24.

Verknöcherung des Schädels.

Umbildung des Primordialschädels in den bleibenden Schädel.

Der knorpelige Primordialschädel, dessen Entwickelung im vorigen Paragraphen geschildert wurde, wandelt sich in folgender Weise in den bleibenden Schädel um. Erstens geht ein Teil des knorpeligen Schädels unmittelbar in Knochen über und zwar in derselben Weise wie überall da, wo knorpelig vorgebildete Teile ossifizieren, Bildungen, die ich die primären oder primordialen Knochen heiße, nicht weil sie immer früher als die andern entstehen, sondern weil sie dem primordialen Skelette ihren Ursprung verdanken. Zweitens erhält sich ein Teil des Primordialkranium im Knorpelzustande und bildet die auch beim Erwachsenen vorkommenden knorpeligen Teile. Drittens verschwindet ein nicht gerade bedeutender Teil des primordialen Knorpels durch Atrophie. Viertens endlich bilden sich an der Außenseite des knorpelig häutigen Kranium besondere Deck- oder Belegknochen, wie man dieselben nennen kann, die später zum Teil untereinander und mit denjenigen Knochen verschmelzen, welche aus dem Primordialschädel selbst hervorgehen.

Ossifikation des Chondrokranium.

Betrachten wir zunächst die Veränderungen des eigentlichen primordialen Knorpels, so finden wir, dass aus demselben fast das ganze Hinterhauptsbein, das hintere und vordere Keilbein und das Siebbein samt den unteren Muscheln hervorgehen. Dazu kommen dann noch die *Pars petrosa* und *mastoidea* des Felsenbeines, deren Entwickelung jedoch erst später beim Gehörorgane vollständig besprochen werden kann.

Os occipitis.

Anmerkung. 1. Das Hinterhauptsbein verknöchert im Anfange des 3. Monates und zwar mit einem Knochenpunkte in der *Pars basilaris* Fig. 139 *e*, je einem in den *Partes condyloideae* (*d*) und zwei bald verschmelzenden in der knorpeligen *Squama* (*a*). Zu diesen Knochenkernen gesellt sich dann noch ein anderes, aus zwei Kernen entstehendes Stück (*a*), welches außerhalb des Chondrokranium als Deckknochen sich entwickelt und den oberen

Teil der Schuppe bildet. Dasselbe verschmilzt später mit dem unteren primordialen Schuppenstücke vollständig, so jedoch, dass eine Fissur rechts und links am Rande der *Squama* in der Höhe der *Protuberantia externa* längere Zeit hindurch die Vereinigungsstelle andeutet und meist noch bei Neugeborenen sichtbar ist. Die im Knorpel entstandenen vier Knochenkerne kommen in der zweiten Hälfte des Embryonallebens unter allmählicher Verdrängung des Knorpels einander immer näher, sind jedoch noch bei Neugeborenen durch

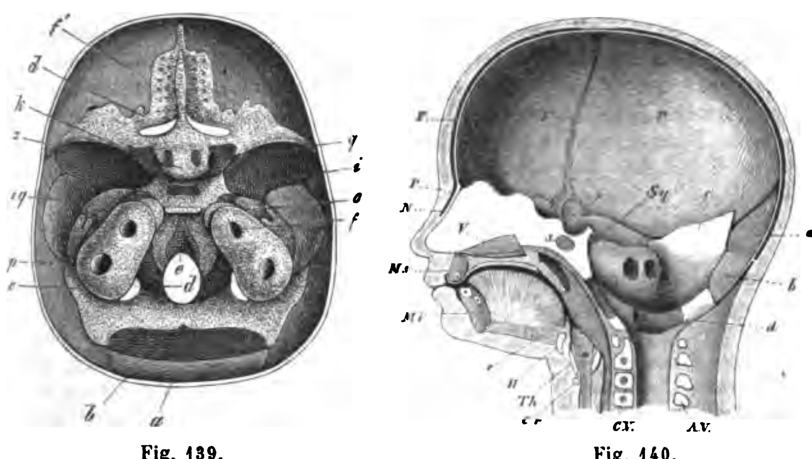


Fig. 139. Fig. 140.

dünne Knorpelreste getrennt. Ihre endliche Vereinigung zu einem Knochen beginnt im ersten oder zweiten Jahre zwischen dem Gelenkteile und dem Schuppenteile, allwo dieselbe von außen nach innen (gegen das *For. occipitale magnum*) fortschreitet. Später erst, im dritten und vierten Jahre, verbinden sich auch, und zwar vom *Foramen magnum* aus, die Gelenkteile und die *Pars basilaris*, so dass im 5. oder 6. Jahre alle Teile zu einem Knochen verschmolzen sind.

Sphenoidale posterius.

2. Das hintere Keilbein, *Os sphenoidale posterius*, entwickelt sich im 3. Monate a) aus zwei Knochenkernen in der Gegend des Türkensattels (Fig. 136), welche bald zu einem Kerne verschmelzen (Fig. 139, 140),

Fig. 139. Schädelbasis eines fünf Monate alten Embryo von innen. *a* obere Hälfte der *Squama ossis occipitis*; *b* untere Hälfte derselben; *c* Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis*; *e Pars basilaris*; *f Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus*; *k Ala parva* mit Kernen in den *Processus clinoidei anteriores*; *i* größtenteils knöcherne *Ala magna*; *o* Knorpelstreifen zwischen der Parietalplatte und dem Keilbeine; *d* Frontalplatte oder Verbindungsstreifen zwischen der *Ala parva* und der *Lamina cribrosa*; *q Foramen opticum*; *z* Kerne des vorderen Keilbeinkörpers; *p'* Scheitelbein; *f'* Stirnbein.

Fig. 140. Senkrechter Durchschnitt durch den Kopf eines vier Monate alten Embryo. *N* Nasenbein mit *P*, dem Perioste unter demselben; *F* Stirnbein; *p* Scheitelbein; *Sq* Schuppe des Schläfenbeines; *Ms* Oberkiefer; *Mi* Unterkiefer; *V* Pflugschar; *s* Kern im hinteren Keilbeinkörper; *H* Zungenbeinkörper; *Th* Schildknorpel; *Cr* Ringknorpel; *CV* Wirbelkörper mit Kernen; *AV* Wirbelbogen; *a* obere Hälfte der

b) aus zwei seitlichen Punkten in der Gegend des *Sulcus caroticus* und der *Lingula*, c) zwei Knochenkernen in der *Ala magna* (Fig. 139, 140 *i*), welche auch die *Lamina externa processus pterygoidei* liefern, endlich d) zwei Ossifikationspunkten an der Stelle der nicht knorpelig vorgebildeten inneren Lamelle der Flügelfortsätze, welche aus dem Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens hervorzugehen scheinen, wie dies noch später angegeben werden soll. In der zweiten Hälfte des Fötallebens vereinen sich 1) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes mit der an der *Ala magna* sitzenden äußeren Lamelle und 2) der Körper und die seitlichen Kerne. Ebenso verbindet sich noch vor der Geburt das hintere Keilbein mit dem vorderen, so dass bei Neugeborenen nur noch die *Alae magnae*, an denen die Flügelfortsätze haften, als getrennte Stücke sich finden, welche jedoch bereits im Laufe des ersten Jahres mit dem Reste verwachsen. Bemerkenswert ist übrigens, dass bei der Geburt noch der größte Teil der Sattellehne knorpelig ist und dass der Knorpel auch noch über den *Clivus* bis zur *Synchondrosis spheno-occipitalis* sich hinzieht (VIRCHOW). Diese Synchondrose erhält sich bei manchen Individuen zeitlebens, in der Regel jedoch vergeht dieselbe vom 13. Jahre an von innen nach außen, so dass bei Vollendung des Wachstumes das Hinterhaupts- und das Keilbein zum Grundbeine synostosiert sind.

Sphenoidale anterius.

3. Das vordere Keilbein, *Os sphenoidale anterius*, entsteht ebenfalls im dritten Monate aus zwei Knochenkernen in den *Alae parvae* nach außen vom *Foramen opticum* (Fig. 139 *z*), dazu kommen etwas später zwei Kerne im Körper (Fig. 139), welche vier Kerne nach dem 6. Monate untereinander und vor der Geburt auch mit dem hinteren Keilbeine verschmelzen. Nach VIRCHOWS Untersuchungen ist jedoch um diese Zeit der intersphenoidale Knorpel noch keineswegs verschwunden, vielmehr an der unteren Seite noch in erheblichem Grade erhalten und mit dem knorpeligen *Rostrum sphenoidale* in Verbindung, welches seinerseits ununterbrochen mit dem knorpeligen *Septum narium* zusammenhängt. Dieser Teil der Synchondrose vergeht auch nur langsam, so dass noch im 13. Jahre Reste derselben mitten im Knochen vorkommen können. Die *Cornua sphenoidalia* sind keine Teile des Keilbeines, da dieselben als Belegknochen der hintersten Enden des Siebbeinlabyrinthes sich entwickeln, d. h. des Teiles, der die primitiven, von Knorpel umgebenen Keilbeinhöhlen bildet. Dieselben entstehen schon in der Fötalperiode bei Embryonen von 8 cm Länge und sind bei solchen von 20 cm schon recht gut ausgebildet, einfach oder doppelt. Zur Zeit der Pubertät verschmelzen dieselben mit dem Keilbeine.

Os ethmoideum.

4. Das sehr zierliche knorpelige Siebbein, dessen Labyrinthe allerdings den knöchernen wenig gleichen, aus umgerollten Knorpellamellen bestehen und auch die untere Muschel in sich begreifen, verknöchert in der Mitte des Fötallebens zuerst in der *Lamina papyracea* und dann in den Muscheln. Bei der Geburt besteht der Knochen aus den zwei Labyrinthen und den zwei davon getrennten unteren Muscheln, während der Rest noch knorpelig ist. Im ersten Jahre beginnt die Ossifikation in der *Lamina perpendicularis* und *Crista galli*, während die Verknöcherung von den Labyrinthen aus auch auf die *La-*

Squama ossis occipitis; b untere Hälfte derselben; *c* Parietalplatte; *d Pars condyloidea ossis occipitis; e Pars basilaris;* darüber die *Pars petrosa* mit dem *Meatus auditorius internus; i* größtenteils knöcherne *Ala magna*.

mina cribrosa fortschreitet. Endlich im 5. und 6. Jahre verschmelzen die drei Stücke untereinander, wobei jedoch zu bemerken ist, dass ein Teil des Knorpels, der unter den Nasenbeinen liegt, durch Resorption verloren geht.

Ich füge nun noch einige Bemerkungen über die knorpelig vorgebildeten Teile des Felsenbeines, die Pyramide und den Zitzenteil, bei. Man war früher geneigt, diese Teile als ganz *sui generis* zu betrachten, es ist jedoch unzweifelhaft, dass dieselben ebenso gut zum Primordialkranium gehören wie das Siebbein und die ganze Nasengegend und einfach Anpassungen des Schädels an das Gehörorgan ihren Ursprung verdanken. Bei den höheren Wirbeltieren hängen auch die *Cartilagines petrosae et mastoideae* mit dem übrigen Chondrokranium zusammen, wie dies oben schon angegeben wurde. Die Verknöcherung dieser Teile wird später beim Gehörorgane geschildert werden.

Deck- oder Belegknochen des Schädels.

Was zweitens die Deck- oder Belegknochen des Schädels anlangt, so gehören zu denselben außer den schon erwähnten inneren Lamellen der *Processus pterygoidei* und den oberen Teilen der Schuppe des Hinterhauptbeines noch die Scheitelbeine, Stirnbeine und Nasenbeine, die Schuppe des Schläfenbeines und der Paukenring, *Annulus tympanicus*, ein kleines Knöchelchen von der Gestalt eines oben offenen Ringes, aus welchem der äußere Gehörgang entsteht, endlich die Thränenbeine, das Pflugscharbein und die Zwischenkiefer. Alle diese Deckknochen gehören, wie neuere Untersuchungen es wahrscheinlich machen, der Haut des Kopfes oder der Schleimhaut des Anfangsdarmes an, auf jeden Fall aber ist ganz sicher, dass nicht eine und dieselbe embryonale Schicht das knorpelig häutige Primordialkranium und die Deckknochen liefert, vielmehr die letzteren aus einem Blatte hervorgehen, welches dem Primordialkranium von außen aufliegt. Keiner von den Deck- oder Belegknochen ist knorpelig vorgebildet, und findet sich kein knorpeliges Stirnbein oder ein knorpeliges Scheitelbein, wie man z. B. bei jungen Embryonen ein knorpeliges Hinterhauptsbein oder ein knorpeliges Keilbein wahrnimmt. Die Deckknochen sind aber auch nicht im weichen oder häutigen Zustande präformiert, sondern entwickeln sich von kleinen Anfängen aus in einer weichen, allerdings meist hautartigen, aber morphologisch nicht bestimmten, d. h. nicht deutlich begrenzten Grundlage.

Die Zeit des ersten Auftretens der Deckknochen fällt im allgemeinen an das Ende des zweiten und den Anfang des dritten Fötalmonates. Die richtige Auffassung dieser Verhältnisse, die Unterscheidung von zweierlei Knochen, einmal von primordialen Knochen, die aus dem Primordialkranium entstehen, und zweitens von Deck- oder Belegknochen, ist von großer Wichtigkeit, jedoch weniger in histologischer Beziehung, da wir seit H. Müller wissen, dass das echte Knochengewebe auch bei den knorpelig vorgebildeten Knochen nicht unmittelbar aus dem Knorpelgewebe entsteht, als mit Hinsicht auf die Morphologie, und hat unstreitig

JACOBSON, der zum ersten Male diese Unterscheidung aufstellte (MÜLL. Arch., 1844), durch dieselbe ein großes Verdienst sich erworben. Erst seitdem diese Unterscheidung besteht, sind wir zu einer richtigen Deutung der Schädelknochen der verschiedenen Wirbeltiere gelangt, erst seit dieser Zeit konnte der Satz ausgesprochen werden, dass alle Schädelknochen im ganzen Tierreiche in zwei besondere und scharf getrennte Gruppen zerfallen, sowie dass vom morphologischen Gesichtspunkte aus nur Deckknochen mit Deckknochen und primordiale Knochen mit solchen in Vergleichung zu ziehen sind. Von diesem Standpunkte aus sind weder die Funktionen noch die Lagerung der Knochen das Maßgebende, sondern einzig und allein ihre Entwickelung.

Reste des Chondrokranium.

Wir haben nun noch von denjenigen Teilen des Chondrokranium zu handeln, welche am fertigen Schädel sich erhalten, und von denen, welche schwinden. Zu den ersteren gehören die äußeren Nasenknorpel und der Nasenscheidewandknorpel, von welchem hervorzuheben ist, dass er durch einen langen, vom Vomer umfassten Fortsatz, den von mir so genannten *Processus sphenoidalis septi cartilaginei* (s. m. Abh. über die JACOBSONschen Organe des Menschen in der Festschrift von RINECKER, 1877), mit dem *Rostrum sphenoidale* verbunden ist, ferner die JACOBSONschen Knorpel am unteren Rande des *Septum cartilagineum* (l. c.), die, wie mein Sohn gezeigt hat, Ausläufer des Septum sind (THEODOR KÖLLIKER, Über das *Os intermaxillare* des Menschen, Halle 1882, Tab. VII, Fig. 13).

Was die Teile des Chondrokranium anlangt, die im Laufe der Entwickelung schwinden, so sind es folgende: 1) die Knorpellage unter den Nasenbeinen, 2) die Frontalplatte, SPÖNDLI (Orbitalplatte, DURSY), 3) die Parietalplatte, 4) die Verbindung dieser mit der *Ala magna*, 5) die Knorpelkapseln der *Sinus sphenoidales*, *maxillares*, *frontales*, 6) Teile der Muscheln vor der Ossifikation derselben, 7) die *Cartilago* MECKELII zum Teil, 8) ein Teil des zweiten Kiemenbogens, der zum *Lig. stylohyoideum* sich gestaltet.

Anmerkung. Wenn auch die weiche erste Schädelanlage oder der häutige Primordialschädel nur in gewissen Fällen Andeutungen von Segmentierungen oder Urwirbeln zeigt, folgt derselbe doch in seinem hinteren sphenooccipitalen oder chordalen Teile dem Wirbeltypus. In ersterer Beziehung sei nur kurz folgendes erwähnt:

1. Beim Hühnchen kennt man schon lange Urwirbeln ähnliche Bildungen in der Occipitalgegend hinter der Gehörblase (s. m. Entw. S. 158) und in neuester Zeit hat FRORIEP in dieser Gegend vier Urwirbel und Muskelplatten beschrieben, die freilich bei der Verknorpelung des Schädels keine getrennten Stücke liefern (Zur Entw. d. Wirbelsäule, im Arch. v. HIS, und BRAUNE, 1883).

2. Auch bei Säugetieren hat FRORIEP in der Occipitalgegend Andeu-

tungen von drei Urwirbeln gefunden und schließt hieraus auf eine Zusammensetzung dieses Schädelteiles aus mindestens drei Wirbeln (Ibid. 1882, S. 279).

3. Bei Bombinator igneus zeigt nach GÖTTE der Kopf vier deutliche Urwirbel (Segmente, GÖTTE).

4. Die Plagiostomen besitzen nach v. WIJHE, der die Entdeckungen von BALFOUR und MILNES MARSHALL über Segmente des Kopfes bestätigt und wesentlich erweitert hat (Über die Mesodermsegmente u. d. Entw. d. Nerven d. Selachier-Kopfes, Amsterdam 1882), am Kopfe 9 Paar hohle Urwirbel (Somite), von denen jeder später in eine Muskelplatte (Myotom, v. WIJHE) und den an der Schädelbildung beteiligten eigentlichen Urwirbel (Sklerotom, v. WIJHE) zerfällt, welche letzteren aber sofort, lange vor der Verknorpelung des Schädels, untereinander verschmelzen. An der ventralen Seite stehen die Höhlen der Urwirbel anfangs mit der Eingeweidekavität in den Seitenplatten des Kopfes in offener Verbindung, welche Kavität später, im Zusammenhange mit der Entwickelung der Kiementaschen, in ihren Seitenteilen in einzelne spaltenförmige Räume in den einzelnen Kiemenbogen (Visceralbogenhöhlen, v. WIJHE) zerfällt. Zu jedem typisch ausgebildeten Urwirbel des Kopfes gehört eine Visceralbogenhöhle und eine Kiementasche, außerdem zwei Nerven, ein ventraler motorischer und ein dorsaler gemischter. Die ersteren versorgen die Muskeln, die aus den Urwirbeln entstehen, die letzteren haben außer sensiblen Zweigen auch motorische zu den Muskeln der Seitenplatten des Kopfes.

Das erste Somit ist präoral (in der Oberkiefergegend) gelegen und entspricht demselben, wie es scheint, keine Visceralbogenhöhle und keine Kiemenspalte. Aus ihm entstehen die *Musculi rectus superior*, *internus*, *inferior*, *obliquus inferior*. Sein ventraler Nerv ist der *Oculomotorius*, der dorsale ein Ast des *Trigeminus* (*Ophthalmicus profundus*).

Das 2. Somit gehört zum Mandibularbogen, bildet den *Obliquus superior*, hat den Rest des *Trigeminus* als dorsalen und den *Trochlearis* als ventralen Nerven.

Das 3. Somit steht mit dem Hyoidbogen in Verbindung, bildet den *Rectus externus* und hat als Nerven den *Abducens* und den *Acustico-facialis*.

Das 4. Somit hat ebenfalls den *Acustico-facialis* zum dorsalen Nerven und Beziehungen zum Hyoidbogen, ermangelt aber eines ventralen Nerven und bildet keine Muskeln.

Das 5. Somit steht mit dem ersten Kiemenbogen in Verbindung, bildet keine Muskeln und hat keinen ventralen Nerven. Sein dorsaler Nerv ist der *Glossopharyngeus*.

Das 6. Somit hat den 2. Kiemenbogen an seiner ventralen Seite und den *Vagus* als dorsalen Nerven, entbehrt eines ventralen Nerven und scheint keine Muskeln zu bilden.

Das 7. und 8. Somit gehören zum 3. und 4. Kiemenbogen, haben den *Vagus* als dorsalen und den *Hypoglossus* als ventralen Nerven.

Das 9. Somit hat keinen Visceralbogen und dieselben Nerven wie 7. und 8. Alle diese drei Somite bilden Muskeln des Schultergürtels.

Aus diesen sehr wichtigen Beobachtungen geht wenigstens für die Plagiostomen eine große Übereinstimmung in der Anlage des Kopfes mit dem Rumpfe hervor, wenn auch bei der Schädelbildung selbst, abgesehen vom Visceralskelette, eine Segmentierung nicht nachzuweisen war.

Bei den höheren Wirbeltieren enthält der spheno-occipitale Teil des

Schädels in seiner ganzen Länge die Rückensaite und entwickelt sich aus einem zu beiden Seiten derselben gelegenen Blasteme, den Urwirbelplatten, das auf dieselbe Keimschicht wie das Blastem der Wirbel zurückzuführen ist. Dieses Blastem umwächst die Chorda, sendet Ausläufer nach oben zur Umhüllung des zentralen Nervensystemes und Fortsätze nach der andern Seite zur Bildung der Wände der Kopfvisceralhöhle. Bei der Verknorpelung spricht sich am Schädel sowohl in den 3 Paar Visceralbogen als in den rosenkranzförmigen Verbreiterungen und Verschmälerungen der Chorda und in dem Auftreten eines wahren *Ligamentum intervertebrale* in der Schädelbasis eine Metamerenbildung aus, die auf sechs Wirbelabschnitte hinweist, wogegen bei der Verknöcherung dieses Teiles des Schädels nie mehr als zwei Glieder, das *Occipitale* und *Sphenoidale posterius*, auftreten. Auf eine größere Zahl von Schädelmetameren, welche, wie wir oben sahen, bei den Vorfahren der höheren Vertebraten unzweifelhaft vorhanden waren, weisen nur gewisse fötale Verhältnisse der Weichteile (zahlreichere Chordaanschwellungen, Kiemenspalten, Aortenbogen, Einschnürungen der 3. Hirnblase?), und ist daher anzunehmen, dass bei diesen Geschöpfen im Laufe ihrer Stammesentwickelung eine bedeutende Reduktion früherer typischer Bildungen stattgefunden hat.

Während der chordale oder vertebrale Abschnitt des Schädels in der auseinandergesetzten Weise noch den Wirbeltypus erkennen lässt, ist bei dem prächordalen oder prävertebralen (Gegenbaur) Teile desselben die Abweichung so groß, dass es nicht mehr möglich ist, in derselben Weise von Wirbeläquivalenten zu reden wie bei dem hinteren Abschnitte. Ich fasse diesen Schädelabschnitt, wie Mihalkovics, auf als eine Wucherung des vordersten Abschnittes der primitiven Schädelanlage, welche keinen Teil der Chorda enthält, und bemerke zur Vermeidung von Missverständnissen noch einmal, dass dieser prächordale Abschnitt, wenn auch anfänglich noch so klein, doch schon bei der allerersten Anlage des Schädels und vor der Sonderung der Chorda in dem vordersten Teile des von mir so genannten Kopffortsatzes (s. § 6) und später in dem vordersten Abschnitte der Urwirbelplatten gegeben ist. Diese anfänglich sehr kleine prächordale Schädelanlage wächst, wie Gegenbaur treffend schildert, im Zusammenhange mit der großen Entwickelung der vorderen Abschnitte des zentralen Nervensystemes, der Augen und des Geruchsorganes und gestaltet sich so nach und nach zu dem ganzen, vor dem Türkensattel gelegenen Abschnitte des Schädels. Enthält nun auch dieser Schädelteil keine Chorda, so entsteht er doch durch eine Wucherung des Blastems, das die Chorda umgibt, und bildet sich in ähnlicher Weise wie der chordale Schädel aus seiner ersten Anlage hervor, indem auch hier das Blastem von der *Basis cranii* aus das Vorderhirn umwuchert. Ja selbst beim Verknorpeln und bei der Verknöcherung zeigen sich noch Übereinstimmungen genug, welche keine Schädel deutlicher erkennen lassen als die der Selachier (Gegenbaur), und erscheint es sicherlich nicht geraten, zwischen den beiden Schädelabschnitten eine zu tiefe Kluft zu ziehen. Ich halte es daher für ganz erlaubt, das *Sphenoidale anterius*, die *Lamina perpendicularis* des Siebbeines und das *Septum narium* als das vordere Ende der Wirbelkörpersäule des Schädels anzusehen und die *Alae orbitales*, die Labyrinthe des Siebbeines und die Nasenflügelknorpel den *Alae magnae* und *Occipitalia lateralia* anzureihen, welche Auffassung sowohl für die knorpeligen als die knöchernen Teile zutreffend erscheint.

In der bisherigen Betrachtung war mehr nur vom Primordialkranium und

den aus demselben hervorgehenden Knochen die Rede. Selbstverständlich sollten die eigentümlichen Gestaltungen, die dem Schädel durch das Vorkommen zahlreicher Deckknochen erwachsen, nicht mit Stillschweigen übergangen werden; es würde jedoch der Tendenz dieses Werkes zu weit abliegen, wenn auch noch diese Frage ausführlich erörtert werden sollte. Es genüge daher die Bemerkung, dass auch diejenigen, welche in der Annahme von Schädelwirbeln am weitesten gingen, niemals die großen Verschiedenheiten verkannten, welche zwischen dem Schädel und der Wirbelsäule sich finden und vor allem in der Anpassung desselben an das zentrale Nervensystem, die höheren Sinnesorgane und das Visceralskelett des Kopfes begründet sind.

Bei den Amphibien hat Ph. Stöhr die wichtige Entdeckung gemacht, dass im Chondrokranium der Occipitalwirbel ganz selbständig auftritt und erst später mit den vorderen Schädelabschnitten verschmilzt. Er schließt hieraus mit Recht, dass der Schädel im Laufe seiner Entwickelung in der Tierreihe an seinem hintern Ende durch Aufnahme von Wirbeln sich vervollständigte. In demselben Sinne sprechen Angaben von Froriep, denen zufolge der *Hypoglossus* der Säuger mindestens drei Rückenmarksnerven entspricht und in seinem hintersten Abschnitte, der ein Ganglion besitzt, eine große Ähnlichkeit mit einem Spinalnerven besitzt. — Auf die Arbeiten von P. Albrecht über die Entwickelung des Schädels ist hier keine Rücksicht genommen, indem dieselben Thatsachen und Hypothesen in einer solchen Weise gemischt enthalten, dass sie vorläufig nicht verwendbar sind. Immerhin sei hervorgehoben, dass zufällige oder seltene Bildungen unmöglich zur Grundlage weit gehender Folgerungen gemacht werden können. Das von Albrecht behauptete Vorkommen der Chorda im *Septum narium* des Ochsen, wenn auch nur in einem Falle, wird wohl auch vorläufig bezweifelt werden dürfen.

§ 25.

Entwickelung des Visceralskelettes des Kopfes.

Äußere Gestalt des Gesichtes.

Zur Vervollständigung der Entwickelungsgeschichte des Kopfskelettes haben wir nun noch von den Gesichtsknochen zu handeln, insoweit dieselben nicht schon beim Schädel zur Besprechung kamen, und führt dies von selbst dazu, auch die äußeren Formen des Gesichtes zu berücksichtigen, ohne deren Kenntnis ein Verständnis der Gestaltung der Knochen nicht möglich ist.

Das Gesicht bildet sich aus zwei paarigen und einem unpaaren Gebilde hervor. Die ersteren sind der erste Kiemen- oder Visceralbogen mit seinem Ober- und Unterkieferfortsatze, die schon aus früheren Schilderungen bekannt sind, das unpaare Gebilde ist der Stirnfortsatz mit den äußeren und inneren Nasenfortsätzen. Um die Verhältnisse dieser verschiedenen Teile und ihre Umbildungen leichter verständlich zu machen, beginne ich mit der Hinweisung auf Fig. 141, die ein Stadium zeigt, in welchem alle genannten Teile vollkommen aus-

prägt sind. Bei diesem menschlichen Embryo bildet der Mund, der im geöffneten Zustande dargestellt ist, eine große Querspalte, welche die schon gebildete Zunge (*z*) erkennen lässt. Begrenzt wird dieselbe nach hinten durch die vereinigten Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens (5), die wie einen primitiven Unterkiefer darstellen, während vor der Mundspalte seitlich die Oberkieferfortsätze desselben Kiemenbogens (4) und in der Mitte der Stirnfortsatz mit den Nasenfortsätzen einen fast zusammenhängenden Oberkieferteil bilden. Der Stirnfortsatz erscheint als eine kurze und breite Verlängerung der Stirn, eine Betrachtung desselben von unten und auf Durchschnitten zeigt jedoch, dass derselbe die Verlängerung nicht bloß des Schädeldaches, sondern auch der Schädelbasis ist und mit einem Worte das vordere Ende des gesamten Schädels darstellt. Es sind übrigens an diesem Stirnfortsatze ein mittlerer Teil, der eigentliche Stirnfortsatz, und zwei seitliche Anhänge, die äußeren Nasenfortsätze, zu unterscheiden. Der eigentliche

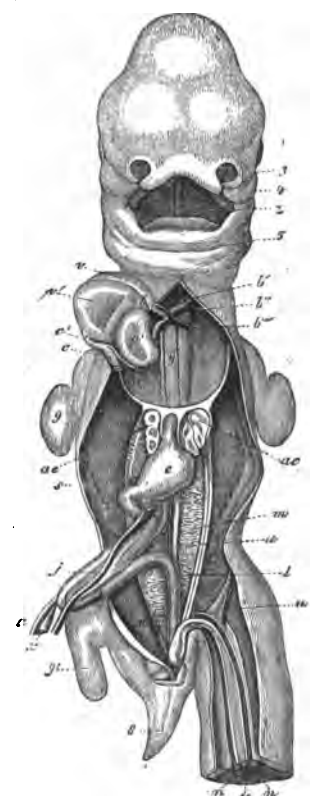


Fig. 141.

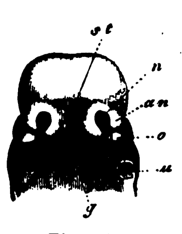


Fig. 142.

Fig. 141. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach Coste. 3 linker äußerer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b* *Bulbus aortae;* *b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli;* *y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra;* *c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra;* *o* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *ae* Lungen; *e* Magen; *j* *Vena omphalo-mesenterica sinistra;* *s* Fortsetzung derselben hinter dem Pylorus, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a* *Art. omphalo-mesenterica dextra;* *m* Wolff'scher Körper; *i* Enddarm; *n* *Arteria umbilicalis;* *u* *Vena umbilicalis;* 8 Schwanz; 9 vordere, 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

Fig. 142. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrößert. *u* Stelle, wo der Unterkiefer sass; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *an* äußerer Nasenfortsatz; *n* Nasengrube; *st* Stirnfortsatz; *g* Ausstülpung der Rachenschleimhaut (Hypophysistasche).

Stirnfortsatz ist nichts anderes als eine Fortsetzung der Schädelbasis, welche im Gesicht als Nasenscheidewand erscheint, anfänglich kurz, niedrig und breit (dick) auftritt und erst allmählich in die bekannte typische Form übergeht. Das vorderste Ende dieses *Septum narium* erscheint im Gesicht in der späteren Zwischenkiefergegend in Gestalt eines breiten, in der Mitte eingekerbten Vorsprunges (Fig. 142 *st*), der seitlich mit zwei Spitzen, den inneren Nasenfortsätzen, die äußere Nasenöffnung und eine zwischen diesem Vorsprunge und den Oberkieferfortsätzen gelegene Furche, die Nasenfurche, begrenzt. Die äußeren Nasenfortsätze (*an*) sind die Fortsetzungen der Seitenteile des Schädels und entwickeln später in sich die knorpeligen Siebbeinlabyrinthe und das knorpelige Dach samt den Seitenteilen der vorderen Teile der Nasenhöhle. Im Stadium der Fig. 141 und 142 begrenzen die äußeren Nasenfortsätze (seitliche Stirnfortsätze von Reichert) die Nasenlöcher von außen und bilden zugleich mit dem Oberkieferfortsatze eine Furche, die von der Nasenfurche bis zum Auge verläuft und die Thränenfurche heißen mag, weil in der Gegend derselben der Thränenkanal sich entwickelt.

Indem ich nun mit Bezug auf die allererste Entwickelung der äußeren Gesichtsform auf die später zu gebende Bildungsgeschichte des Geruchsorganes und des Darmkanales verweise, wende ich mich gleich zur Schilderung der wichtigsten weiteren Veränderungen, durch welche die noch sehr unvollkommene Gestaltung der Fig. 141 in die bleibende übergeht. Die äußeren Teile anlangend, so ist das erste, dass Stirnfortsatz und die Oberkieferfortsätze einerseits, anderseits aber diese letzten Fortsätze und der äußere Nasenfortsatz ganz miteinander verschmelzen, wodurch ein vollständiger Oberkieferrand und eine einfache, jedoch noch wenig ausgedehnte Wangengegend entsteht. Ist dies geschehen, so entwickelt sich der Rand der Oberkiefergebilde zur Lippe und zum Alveolarrande der Ober- und Zwischenkiefer, während äußerlich aus dem Stirnfortsatze im weiteren Sinne ganz allmählich die Nase hervorwuchert und aus einer breiten, platten primitiven Gestalt immer mehr in die schlanke typische Form übergeht, in welcher Beziehung auf die naturgetreuen Abbildungen von Erdl und A. Ecker verwiesen wird.

Bildung des Gaumens.

Während die ersten der eben erwähnten Veränderungen sich einleiten, gehen auch mehr in der Tiefe namhafte Umgestaltungen vor sich. Anfangs ist die Mundhöhle eine weite Höhle, an deren Dach ganz vorn die Geruchshöhlen durch zwei kleine Löcher, die ich die inneren Nasenöffnungen nenne, ausmünden. Bald jedoch und zwar schon vor dem Ende des zweiten Monates beginnt ein Vorgang, durch welchen schliesslich die einfache Mundhöhle in einen unteren größeren digestiven und

einen oberen engen respiratorischen Abschnitt gesondert wird. Es wuchern nämlich die Oberkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens nicht bloß äußerlich, sondern auch innerlich in Gestalt einer Leiste oder Platte, die ich die Gaumenplatte nannte, anfänglich (DURSY, FLEISCHER), in schief absteigender, später in horizontaler Richtung medianwärts, so dass sie eine immer enger werdende Spalte, die Gaumenspalte, zwischen sich offen lassen, deren Verhältnisse an Frontalschnitten des Gesichtes aus einer späteren Zeit Fig. 143 sehr deutlich zeigt. Von der achten Woche an verschmelzen dann die Gaumenplatten untereinander von vorn nach hinten, so jedoch, dass sie vorn auch mit dem unteren breiten Rande der noch ganz kurzen Nasenscheidewand sich vereinen. In der neunten Woche ist der vordere Teil des Gaumens, der dem späteren harten Gaumen entspricht, schon vollkommen geschlossen, der weiche Gaumen dagegen noch gespalten, doch bildet sich dieser von nun an rasch aus, und zeigen Embryonen der zweiten Hälfte des dritten Monates das *Velum* gebildet und auch die *Uvula* im Entstehen begriffen, die übrigens schon vor der Vereinigung der beiden Hälften des *Palatum molle* als eine kleine Hervorragung an den hinteren Enden derselben zu erkennen ist.

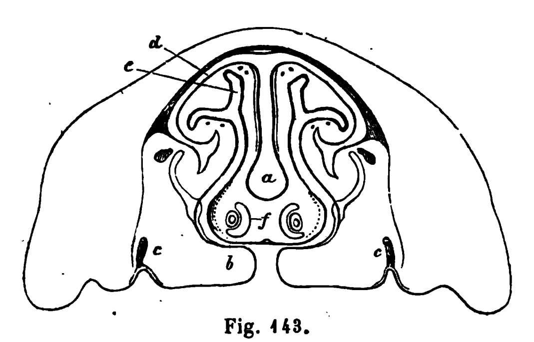


Fig. 143.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Hartgebilde des Gesichtes, die einerseits im Zusammenhange mit dem ersten Kiemenbogen, anderseits, wie dies schon im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt wurde, vom vordersten Ende des eigentlichen Schädels sich entwickeln.

Der erste Kiemenbogen besteht anfänglich aus einer weichen Bildungsmasse, welche, wie wir früher sahen (S. 77), von der Schädelbasis und zwar der Gegend des hinteren Keilbeines aus in die ursprüngliche Bauchwand hineinwuchert in ähnlicher Weise wie am Rumpfe die Bauch- oder Visceralplatten (s. S. 85). Anfänglich voneinander getrennt, verschmelzen später diese beiden Bogen miteinander (Fig. 144)

Fig. 143. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtsteil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr. *a* knorpelige Nasenscheidewand; *b* Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit der Gaumenspalte; *c* die jungen Schmelzkeime der Backzähne des Oberkiefers; *d* knorpelige Decke der Nasenhöhle *e*; *f* JACOBSONsche Organe samt den sie begrenzenden Knorpeln.

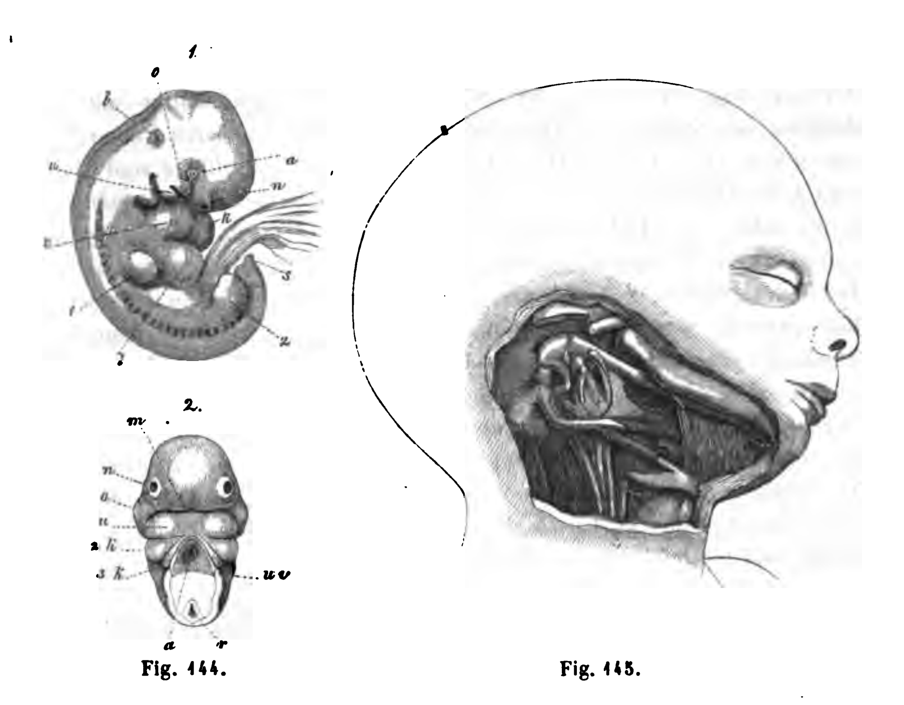


Fig. 144. Fig. 145.

Fig. 144. Menschlicher Embryo von vier Wochen und 13 mm Länge, vergr. 1. In der Seitenansicht. Das Nabelbläschen, das einen ganz kurzen Stiel hatte, $^2/_3$ der Größe des Embryo besaß und auf der linken Seite seine Lage hatte, ist nicht dargestellt. 2. Kopf desselben Embryo von unten. *a* Auge; *n* Nasengrübchen; *o* Oberkieferfortsatz; *u* Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *b* leichte Erhebung, die die Stelle des Labyrinthes andeutet; *v* rechte Vorkammer; *k* Kammer; *l* Leber; 1 vordere, 2 hintere Extremität; *s* schwanzartiges Leibesende; *m* Mundspalte; 2 *k* zweiter, 3 *k* dritter Kiemenbogen; *uv* untere Vereinigungshaut, hier als Bekleidung des Herzens erscheinend, das abgeschnitten ist; *a* in Fig. 2 Aorta; *r* Mark, etwas verzerrt. Die Gegend zwischen den letztgenannten zwei Teilen in 2 nicht ausgezeichnet, weil hier eine Nadel zur Fixirung durchgestoßen war.

Fig. 145. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo aus dem 5. Monate (von circa 18 Wochen) vergrößert. Der Unterkiefer ist etwas gehoben, um den Meckelschen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Außen an demselben liegt der *Nervus mylohyoideus*, innen davon der Querschnitt des *Pterygoideus internus* und des *M. mylohyoideus*. Das Trommelfell ist entfernt und der *Annulus tympanicus* sichtbar, der mit seinem breiten vorderen Ende den Meckelschen Knorpel deckt und dicht hinter sich den Eingang in die *Tuba Eustachii* zeigt. Außerdem sieht man Amboss und Steigbügel samt dem *Promontorium*, dahinter die knorpelige *Pars mastoidea* mit dem *Proc. mastoideus* und dem langen gebogenen *Proc. styloideus*, zwischen beiden das *Foramen stylo-mastoideum;* ferner den *M. styloglossus*, darunter das *Lig. stylohyoideum* zum *Cornu minus ossis hyoidei*, deren *Cornu majus* auch deutlich ist, und den abgeschnittenen *M. stylohyoideus*. Am Halse sind bloßgelegt der *N. hypoglossus*, die *Carotis*, der *Vagus*, einige Muskeln und der Kehlkopf zum Teil.

und treiben zugleich nahe an ihrem Ausgangspunkte an der Schädelbasis dicht hinter dem Auge den schon mehrfach erwähnten Oberkieferfortsatz (Fig. 144 *o*, Fig. 82—87), der im Zusammenhange mit der Bildung der Nasen- und Thränenfurche ein freies vorderes Ende erhält (m. vergl. Fig. 142 und 144). Dieser Bildungsweise zufolge sind Ober- und Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens bei ihrer ersten Bildung außen vom Ektoderm und innen vom Entoderm des Mundes (das eigentlich noch zum Ektoderm gehört) und demjenigen des Rachens bekleidet, während ihre inneren Teile von einer weichen Mesodermlage gebildet werden, die anfänglich als eine ganz zusammenhängende erscheint. Hierauf bildet sich im Unterkieferfortsatze Knorpel, während das obere Ende des ersten Kiemenbogens und sein Oberkieferfortsatz anfänglich noch weich bleiben und erst später Deckknochen entwickeln. So zerfällt dieser Bogen in zwei Hauptteile, von denen der erstere den knorpeligen Amboss und den Hammer samt dem sogenannten MECKELschen Knorpel oder Fortsatze, der andere das Gaumenbein und den Oberkiefer und vielleicht auch die innere Lamelle des *Processus pterygoideus* liefert.

Cartilago Meckelii.

Der äußerst wichtigen, von REICHERT gemachten Entdeckung von der Entwickelung der beiden genannten Gehörknöchelchen aus dem Unterkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens ging die Beobachtung eines Knorpelstreifens durch J. F. MECKEL voran, welcher bei Embryonen vom Hammer aus an den Unterkiefer sich erstreckt. Fig. 145 zeigt diesen MECKELschen Fortsatz oder Knorpel von einem $4^1/_2$ Monate alten menschlichen Embryo. Derselbe tritt als ein ziemlich starker cylindrischer Knorpelstrang oben und vorn aus der noch sehr engen Paukenhöhle hervor, gedeckt von dem verbreiterten Ende des vorderen Schenkels des um diese Zeit noch sehr zarten knöchernen *Annulus tympanicus*. Medianwärts von der *Parotis* und der *Carotis externa* gelegen, wendet sich derselbe gleich an die innere Seite des Unterkiefers und verläuft hier in einer bei drei- und viermonatlichen Embryonen sehr stark ausgeprägten Furche nach vorn, bis nahe an die vorderen Enden beider Unterkieferhälften, wo die beiden Knorpel schließlich bis zur Berührung kommen. In seiner Lage am Kiefer befindet sich der Knorpel hinten zwischen dem Knochen und dem *Pterygoideus internus* mit dem *Nervus lingualis* an seiner medialen und dem *Nervus mylohyoideus* an seiner lateralen Seite, während der *Maxillaris inferior* gerade über ihm seine Lage hat. Weiter nach vorn liegt der MECKELsche Knorpel hart am Ansatze des *Musculus mylohyoideus*, jedoch an der Außenseite des Muskels, so dass er hier nur vom Biventer und der *Glandula submaxillaris* verdeckt wird und eine verhältnismäßig oberflächliche Lage hat. Ganz vorn endlich tritt der

Knorpel an die mediale (obere) Seite des *Musc. mylohyoideus* und befindet sich mit seinem vordersten Ende unmittelbar unter der Schleimhaut der Mundhöhle, d. h. den Keimen der Schneidezähne. Entfernt man den Paukenring und das Trommelfell, so gewahrt man, dass der Knorpel ungefähr so wie später der *Processus Folianus* mit dem Hammer sich verbindet, genauer bezeichnet vom Kopfe desselben abgeht und mit ihm eins ist.

Hammer. Amboss.

Dieser Fortsatz nun, sowie der Hammer und Amboss sind weitere Entwickelungen des Unterkieferfortsatzes des ersten Kiemenbogens. Derselbe sondert sich, indem er im Innern knorpelig wird, welche Verknorpelung gleichzeitig mit derjenigen der Wirbel (beim Menschen in der 3. und 4. Woche) vor sich geht, zuerst in zwei Abschnitte, ein kleineres hinteres und ein größeres vorderes Stück, und dann nimmt das erstere und der hintere Teil des letzteren durch besondere Wachstumserscheinungen nach und nach die Formen des Ambosses und des Hammers an, so jedoch, dass der letztere mit dem vorderen Knorpelstücke verbunden bleibt. Zugleich drängen sich Hammer und Amboss wie in einen Teil der ersten Kiemenspalte (die spätere Paukenhöhle) ein, ohne wirklich in die Höhlung derselben zu gelangen, und setzen sich mit dem Steigbügel in Verbindung. Die weiteren Schicksale dieser Teile nun sind folgende:

Hammer und Amboss, anfangs ganz knorpelig, beginnen im 4. oder 5. Monate zu verknöchern und zeigen hierbei das Eigentümliche, dass sie in erster Linie vom Perioste aus ossifizieren. Im 6. Monate sind beide Knöchelchen scheinbar ganz ausgebildet, doch ist um diese Zeit weder die äußere periostale Knochenlage ringsherum vorhanden, noch auch der innere Knorpel ganz geschwunden. Ja es behält nach neueren Untersuchungen der Hammer auch später noch sowohl an seiner Oberfläche als im Innern (am *Processus brevis* und am *Manubrium*) Knorpelreste und verknöchert eigentlich nie vollständig. Der *Processus longus* scheint ein Deckknochen des Hammers zu sein (m. Entw., S. 486).

Der Meckelsche Knorpel ist kein so vergängliches Gebilde, wie viele anzunehmen geneigt sind. Beim Menschen liegen die vorderen Enden dieser Knorpel dicht bei einander in der Gegend der späteren *Sutura maxillaris*, sind jedoch in der Regel (ob immer, ist noch zu untersuchen) nicht untereinander verbunden, wie dies bei Säugetieren stets der Fall ist. Auch Hannover fand keine Verbindung und sah die distalen Enden der Knorpel hakenförmig nach dem Kieferrande zu gebogen. Mit der Entwickelung des Unterkiefers halten dieselben noch eine Zeitlang Schritt, verkümmern dann aber vom 6. Monate an in dem größten Teile ihres Verlaufes mit einziger Ausnahme ihres vordersten Endes, welches schon

sehr früh (im 3. Monate) sich verbreitert und verknöchernd mit dem vordersten Teile des Unterkiefers verschmilzt und spurlos in demselben aufgeht (m. Entw., Fig. 296). Außerdem erhält sich auch noch ein knorpeliger Rest des fraglichen Organes in dem der Mundhöhle zugewendeten Teile der Symphyse bis nach der Geburt, ohne mit dem Unterkiefer zu verschmelzen, welches Knorpelstück im ersten Jahre bei der Vereinigung der beiden Unterkieferhälften entweder mit dem Knochen verschmilzt oder vergeht. Aus dem hintersten Ende des Meckelschen Knorpels, von der *Ligula* am *Foramen alveolare* bis zur *Fissura petrosotympanica*, gestaltet sich, indem der Knorpel vergeht, das *Ligamentum laterale internum maxillae inferioris*, das somit mit Recht als ein für das Gelenk unwichtiges Band angesehen wird.

Maxilla inferior.

An der Außenseite des Meckelschen Fortsatzes bildet sich der Unterkiefer, und steht dieser Knochen wesentlich in demselben Verhältnisse zu ihm wie die Deckknochen am Schädel zum Primordialkranium. Von einem kleinen unscheinbaren Anfange an, der schon in der zweiten Hälfte des zweiten Monates, mithin sehr früh auftritt, gestaltet sich derselbe bald zu einem länglichen, halb rinnenförmigen, an der Außenseite des Meckelschen Fortsatzes gelegenen Scherbchen und wird schon im Anfange des dritten Monates größer als dieser, während zugleich seine verschiedenen Fortsätze sich zu entwickeln beginnen und der Knochen allmählich rinnenförmig sich gestaltet, wobei er bei gewissen Tieren eine anfangs selbständige mediale Lamelle erhält (Semmer), die jedoch bald mit der Hauptmasse verschmilzt. Der Unterkiefer ist somit nicht knorpelig angelegt, wohl aber entwickelt derselbe schon sehr früh am hinteren Ende einen Knorpelansatz, der bald den ganzen Angulus und Kondylus bildet und auch weit ins Innere sich erstreckt (ich, Brock).

Maxilla superior. Palatinum. Processus pterygoideus.

Im Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens entwickeln sich die Flügelbeine (*Lamina medialis processus pterygoidei*), die Gaumenbeine und der Oberkiefer, die alle einer knorpeligen Anlage ermangeln und die Bedeutung von Belegknochen zu haben scheinen, in welcher Beziehung übrigens alle Beachtung verdient, dass zwei dieser Knochen an der medialen Seite des Primordialkranium, einer an seiner lateralen Fläche sich bildet. Das letzte ist der Fall beim Oberkiefer, der an der Außenseite des Nasenflügelknorpels und unterhalb desselben entsteht und so die Stelle eines Deckknochens dieses Knorpels vertritt, obschon die Anlage desselben unzweifelhaft auf den Oberkiefersatz des ersten Kiemenbogens führt. Verschieden hiervon liegt das Gaumenbein bei seinem ersten Auftreten an der medialen Seite des seitlichen Nasenknorpels zwischen diesem und der knorpeligen unteren Muschel, welche Lage jedoch nur für die vorderen Teile dieses Knochens zutrifft,

indem derselbe weiter hinten an der unteren und Außenseite des Nasenknorpels seine Lage hat. Eine ähnliche Lage hat auch das Flügelbein an der medialen Seite des knorpeligen *Processus pterygoideus* (*Lamina lateralis proc. pterygoidei*), und weisen diese Verhältnisse darauf hin, dass die letzten beiden Knochen »Schleimhautknochen« sind.

Die genannten Knochen treten alle am Ende des zweiten Monates auf und zwar das Pterygoideum und Palatinum mit einem Kerne. Beim Oberkiefer beschreiben Ältere (Béclard, Meck. Arch., VI) und Neuere (Rambaud und Renault) mehrfache Kerne, da dieselben jedoch sehr früh (im 3.—5. Fötalmonate) verschmelzen, so ist noch genauer zu untersuchen, ob dieselben wirklich beständig sind.

Os zygomaticum.

Auch das Wangenbein geht aus dem Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens hervor, ebenso wie der Oberkiefer. Seine Verknöcherung geschieht nach neueren Erfahrungen mit zwei Kernen.

Zur Vervollständigung der gegebenen Schilderung sind nun endlich noch die sogenannten Gesichtsknochen zu erwähnen, die ganz unzweifelhaft als Belegknochen des vordersten Teiles des Schädels sich entwickeln. Es sind dies die Nasenbeine, die Thränenbeine, die Pflugschar und die Zwischenkiefer.

Nasenbeine. Thränenbeine.

Die Nasenbeine und Thränenbeine, die im Anfange des 3. Monates verknöchern, sind echte Belegknochen des knorpeligen Siebbeines.

Vomer.

Die nämliche Stellung hat auch der Vomer zur Nasenscheidewand, der im 3. Monate aus zwei Hälften entsteht und lange Zeit hindurch die Form eines zusammengebogenen Plättchens mit einer Rinne an seiner oberen Seite hat.

Zwischenkiefer.

Was die Zwischenkiefer anlangt, so hat mein Sohn zuerst dieselben mit Bestimmtheit beim Menschen nachgewiesen als zwei kleine, in der 8.—9. Woche auftretende Knöchelchen, die sehr bald mit dem Oberkiefer verschmelzen (l. s. c.). Bei der doppelten Hasenscharte mit Wolfsrachen bleibt wegen der mangelnden Vereinigung der Oberkieferfortsätze und der inneren Nasenfortsätze die Verbindung der Oberkiefer und Zwischenkiefer aus, und spricht das selbständige Auftreten von Knochenstücken, welche Schneidezähne tragen, in dem von der Nasenscheidewand getragenen Stummel, wie leicht ersichtlich, entschieden zu gunsten der Annahme einer selbständigen Entstehung des *Os intermaxillare*, welches diesem zufolge am vordersten Ende des *Septum narium* ungefähr dieselbe Stellung einnehmen würde wie weiter hinten der Vomer. Die Annahme Albrechts, dass jederseits zwei Zwischenkiefer vorkommen, wird für die Säuger und den Menschen durch die Entwickelungsgeschichte widerlegt (Theodor Kölliker).

Zweiter und dritter Kiemenbogen.

Wir wenden uns nun schließlich auch noch zur Besprechung der Umwandlungen des zweiten und der folgenden Kiemenbogen. Nicht bloß

der erste, sondern auch der 2. und 3. Kiemenbogen gehören, wie Fig. 83 lehrt, ursprünglich zum Kopfe. Im weiteren Verlaufe, mit dem Hervortreten des eigentlichen Gesichtes, rücken jedoch die hinteren Kiemenbogen immer mehr an den Hals und hier liegt dann auch der größere Teil der bleibenden Gebilde, die aus diesen Bogen hervorgehen.

Knorpel des 2. Kiemenbogens und Reichert-scher Knorpel.

Der zweite Kiemenbogen zeigt, sobald in ihm Skelettgebilde erkennbar werden, auf jeder Seite einen einzigen langen schlanken Knorpelstab, der von der knorpeligen Gehörkapsel vor- und medianwärts vom Zitzenfortsatz unmittelbar hinter der Paukenhöhle und den Gehörknöchelchen und lateralwärts von denselben und dem *Nervus facialis* ausgeht und bis in die vordere Halsgegend und zum Körper des Zungenbeines sich erstreckt. Dieser Reichertsche Knorpel, wie ich ihn nennen will, ist mit dem knorpeligen Felsenbeine ohne Spur einer Grenzlinie verschmolzen und eins, dagegen hängen die beiden Knorpel vorn am Halse nie miteinander zusammen, setzen sich vielmehr, wie es scheint, gleich nach ihrem Entstehen sofort mit den Seitenteilen des Zungenbeinkörpers in Verbindung, und hier gliedern sich dann, auch bei Säugetieren, zwei kleinere Stücke auf jeder Seite ab, während das Hauptstück mit dem Schädel verbunden bleibt. Die Annahme Frasers, dass der Incus aus dem 2. Kiemenbogen hervorgehe (Phil. Trans., 1882), ist unrichtig und bildet Fraser selbst die von mir beschriebene Verbindung des Reichertschen Knorpels mit der knorpeligen Gehörkapsel ab (Pl. 55, Fig. 10, 16; Pl. 56, Fig. 19, 21). Verknöchernd bilden dann die genannten drei Stücke das vordere (kleine) Horn des Zungenbeines, dessen längstes Schädelstück entweder durch Knorpel oder Bandmasse mit dem Petrosum verbunden ist. Beim Menschen sind die Verhältnisse anfangs dieselben wie bei Säugern, nur gliedern sich keine besonderen Stücke vom Reichertschen Knorpel ab. Die späteren Schicksale dagegen erscheinen insofern andere, als das mittlere Stück eines jeden Knorpels zu Bandmasse sich gestaltet und das *Ligamentum stylohyoideum* darstellt, während das Schädelstück zum *Processus styloideus* und das Zungenbeinstück zum *Cornu minus* verknöchert, doch ist, wie längst bekannt, die Länge dieser drei Teile eine sehr wechselnde, und können unter Umständen der Griffel und das kleine Zungenbeinhorn so entwickelt sein, dass das Zwischenband äußerst kurz wird oder selbst ganz fehlt.

Kleines Horn des Zungenbeines. *Lig. stylohyoideum. Proc. styloideus.*

Steigbügel.

Auf den zweiten Kiemenbogen hat Reichert seiner Zeit auch den Steigbügel bezogen. Es ist jedoch zu bemerken, dass eine Verbindung desselben mit dem Reichertschen Knorpel bis anhin sich nicht hat nachweisen lassen. Neuere Erfahrungen an einem menschlichen Embryo von 8 Wochen machen mir es wahrscheinlich, daß der Steigbügel aus dem

ersten Kiemenbogen oder dem MECKELschen Knorpel entsteht, denn derselbe hängt mit dem Amboss genau in derselben Weise zusammen wie dieser mit dem Hammer, während seine Verbindung mit der *Cartilago petrosa* weniger innig ist. Die den Stapes um diese Zeit durchsetzende kleine Arterie, die SALENSKY bei Säugetierembryonen von 27 cm beschreibt (Morph. Jahrb., Bd. 6) und die FRASER auch bei menschlichen Embryonen sah und von der *Carotis interna* ableitet, ist nach meinen Beobachtungen bei menschlichen Embryonen von acht Wochen ein Ästchen der *Arteria stylomastoidea.* Ohne Zweifel ist diese *Arteria perforans stapedis* — die bei manchen Säugern zeitlebens sich erhält (OTTO, HYRTL) — die Veranlassung zur Entstehung der Öffnung im Steigbügel. Der Steigbügel des Menschen ist ursprünglich ein plumpes, keulenförmiges Gebilde, das nach und nach seine typische Form gewinnt. Der Steigbügel verknöchert später als die andern Gehörknöchelchen und zwar nach RATHKE mit drei Kernen. — Bei gewissen niederen Wirbeltieren scheint das den Vorhof schließende Knöchelchen nichts als ein von der Gehörkapsel beim Verknorpeln desselben sich abgliederndes Stück und somit kein Teil eines Kiemenbogens zu sein.

Dritter Kiemenbogen.

Der dritte Kiemenbogen wird nur in seinen vorderen vereinigten Teilen knorpelig und gestaltet sich zum Zungenbeinkörper und zu den großen Hörnern, welche im Knorpelzustande beim Kaninchen anfänglich aus vier besonderen Stücken bestehen. Bei einem Rindsembryo von 35 mm bilden diese Teile ein einziges Stück und dasselbe finde ich beim Menschen im 3. Monate. Die Ossifikation des Zungenbeines beginnt gegen das Ende des Fötallebens in den großen Hörnern, und entwickelt sich der Knochen mit Inbegriff der kleinen Hörner aus fünf Stücken, die häufig unverschmolzen sich erhalten.

Wachstum des Schädels als Ganzes.

Nach Beschreibung der Entwickelung der einzelnen Kopfknochen füge ich noch einige Bemerkungen über das Gesamtwachstum des knöchernen Kopfes bei. Die am meisten in die Augen fallende Erscheinung ist, wie dies schon früher betont wurde, die, dass der Sphenooccipitalteil des Kopfes zuerst und erst in zweiter Linie auch der Sphenoethmoidalteil desselben sich ausbildet (Fig. 133, 134). Vom zweiten Monate an entwickelt sich jedoch der vordere Kopfteil rasch, so dass er schon im 4. und 5. Monate eine nicht unbedeutende Länge besitzt und ebenso wie in der zweiten Hälfte des Embryonallebens rascher wächst als der hintere Teil. Sind einmal die Verknöcherungen eingetreten, so gewinnt der Schädel an Länge und Umfang durch Wucherungen der Knorpelreste und Nähte, welche Wucherungen überall selbständig auftreten und am Nasenteile ebenso gut wie an den Synchondrosen der Schädelbasis und an den Nähten des Schädeldaches sich zeigen. Die

genaueren Gesetze dieses Wachstums zu erörtern ist hier nicht am Platze und sei nur das bemerkt, dass Störungen desselben zu frühzeitigen Synostosen an der Schädelbasis und am Schädeldache führen, welche, je nachdem sie vereinzelt oder in größerer Verbreitung auftreten, geringere oder stärkere Deformitäten bedingen. Schädel und Gehirn haben beide ihr selbständiges und unabhängiges Wachstum, doch bedingen Störungen in der Entwickelung des einen auch Abweichungen des andern Organes, in der Art jedoch, dass fehlerhafte Ausbildung des Gehirnes vor allem und zuerst das Schädeldach und viel weniger die Schädelbasis beeinflusst.

§ 26.

Entwickelung des Skelettes der Glieder.

Entwickelung der äußeren Gestalt der Gliedmaßen.

Wir beginnen diesen Paragraphen mit einer kurzen Schilderung der äußeren Form der Glieder, weil dieselbe für das Verständnis der Homologien der vorderen und hinteren Extremität von größter Bedeutung ist. Zur Zeit, wo die Extremitäten in den ersten Spuren sichtbar sind, stellen dieselben wesentlich gleich beschaffene kurze Stummelchen dar, welche da, wo die Visceralplatten enden, seitlich vom Rumpfe abstehen und, wie die späteren Zustände lehren, ihre Streckseite dorsalwärts wenden und die spätere Radial-(Tibial-) seite kopfwärts gerichtet oder am proximalen Rande zeigen (Fig. 146). Mit zunehmendem Wachstume legen sich die Glieder immer mehr ventral-

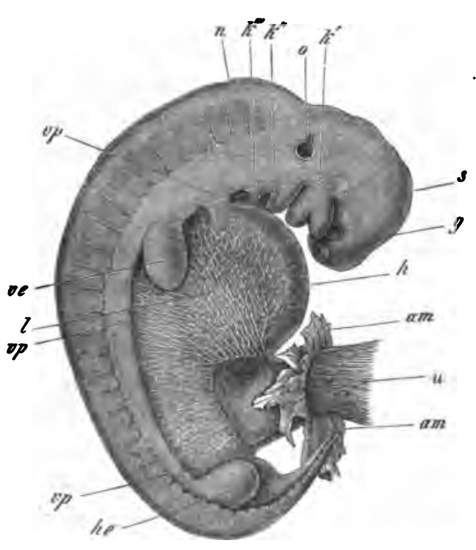


Fig. 146.

Fig. 146. Embryo eines Rindes, 3mal vergr. *g* Geruchsgrübchen; *k'* erster Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatze; vor dem ersteren das Auge; *k'' k'''* zweiter und dritter Kiemenbogen. Zwischen den drei Kiemenbogen zwei Kiemenspalten sichtbar, während der Mund zwischen den zwei Fortsätzen des ersten Bogens liegt. *s* Scheitelhöcker; *n* Nasenhöcker; *o* durchschimmerndes Gehörbläschen mit einem oberen Anhange (*recessus vestibuli*); *vp* Visceralplatten oder Bauch-

wärts dem Leibe an und stellen sich auch nach und nach etwas schief nach hinten, so jedoch, dass die vordere Extremität stärker geneigt ist als die hintere Gliedmaße. Gleichzeitig hiermit tritt auch die erste Gliederung auf, indem Hand und Fuß von der übrigen Gliedmaße sich abschnüren. Nicht viel später erscheint dann auch an dem noch sehr kurzen Anfangsteile der eigentlichen Gliedmaße die erste Andeutung einer Scheidung in zwei Abschnitte dadurch, dass am Arme der Ellbogen als eine nach hinten gerichtete Konvexität und am Beine das Knie als eine leichte Wölbung nach vorn auftritt, wie solches alle besseren Abbildungen junger Embryonen wiedergeben. Mit diesem bereits im zweiten Monate auftretenden Unterschiede, der immer ausgesprochener wird, ist die wichtigste Verschiedenheit beider Glieder angelegt, und kann man denselben auch so ausdrücken, dass man sagt, die vordere Extremität rotiere aus ihrer primitiven lateralen Stellung allmählich um ihre Längsachse nach der distalen Seite, während bei der hinteren Gliedmaße das Umgekehrte statthabe, was dann die weitere Folge nach sich ziehe, dass am Arme die Streckseite an die distale, am Beine an die proximale Seite zu liegen komme. Die Homologien der beiden Extremitäten müssen nach ihrer frühesten fötalen Stellung bestimmt werden, und sind daher alle Extensorengruppen einander gleichwertig, und ebenso alle Flexorenabteilungen, sowie Radius und Tibia und Ulna und Fibula.

Alle Teile der Extremitäten bestehen ursprünglich, abgesehen von den hereinsprossenden Nerven und Gefäßen, aus ganz gleichartigen Zellen mit Ausnahme derer des sie bedeckenden Ektoderms. In diesem gleichartigen Blasteme, das aus den Hautplatten sich hervorbildet, entstehen im zweiten Fötalmonate, sowie die Extremitätenanlagen nur etwas größer geworden sind, bei Kaninchen am 14. und 15. Tage, durch histologische Differenzierung die einzelnen Gewebe und Organe, vor allem die Skelettteile, die Muskeln und die bindegewebigen Organe, wie die Sehnen und Fascien, von denen hier nur die ersteren etwas näher zu besprechen sind.

Entstehung des Extremitätenskelettes.

Nach meinen Erfahrungen entsteht das ganze Extremitätenskelett als eine von Anfang an zusammenhängende Blastemmasse, in der vom Rumpfe gegen die Peripherie zu Knorpel um Knorpel, Gelenkanlage nach Gelenkanlage deutlich wird und sich differenziert, so dass jeder Knorpel vom ersten Anfange an selbständig und ohne Zusammenhang mit den Nachbarknorpeln sich anlegt, zugleich aber auch von seinem

platten; *v e* vordere Extremität; *l* Lebergegend; *a m* Reste des Amnion; *h* Nabelstrang. Die Bauchwand dieses Embryo besteht noch größtenteils aus der ursprünglichen Bauchhaut (*Membrana reuniens inferior*), in welcher zierliche Gefäßramifikationen sich finden.

ersten Entstehen an mit seinen Nachbarn durch die gleichzeitig mit ihm deutlich werdenden Gelenkanlagen vereinigt ist. Je mehr die Extremität wächst, um so mehr verlängert sich auch in ihrem Innern die Anlage der Skelettgebilde, indem dieselbe zugleich die den einzelnen Abschnitten entsprechende typische Gestaltung annimmt, und gleichzeitig rückt, gewissermaßen immer einen Schritt später, auch die histologische Differenzierung nach. Wie man sich das Wachstum der Anlage der Skelettgebilde im einzelnen zu denken habe, ist eine schwer genau zu beantwortende Frage. Entweder setzen sich an die wachsende Endzone, z. B. einer sich entwickelnden Phalangenreihe, aus dem umliegenden Blasteme immer neue Zellen an und ordnen sich histologisch den schon vorhandenen Elementen unter, oder es wächst die erste einmal gebildete Skelettanlage durch eigene Thätigkeit ihrer Elemente weiter, etwa wie eine Drüsenanlage. Mag die eine oder die andere Vorstellung die richtige sein, so erinnert auf jeden Fall das allmähliche Deutlichwerden eines Skeletteiles nach dem andern an das, was bei der ersten Entstehung der Urwirbel so bestimmt in die Erscheinung tritt und was auch bei der allmählichen Entstehung der Gliederung wirbelloser Tiere (Arthropoden, Anneliden, Cestoden etc.) zu beachten ist, in welchen Fällen allen die Annahme einer wuchernden, successive sich gliedernden Blastemzone die den Verhältnissen entsprechende zu sein scheint.

Entstehung der Gelenke.

Hier ist der Ort, auch noch der Gelenkbildung zu gedenken. Kein Gelenk entsteht von Haus aus als das, was es später ist, und sind alle Teile des Skelettes ursprünglich durch *Syndesmosis* verbunden, wenn man einen Zustand so nennen darf, in welchem weiche, noch indifferente Zellenmassen die Bindeglieder darstellen. Diese Zellenmassen sind, wie schon angegeben, gleich bei der ersten Anlage des Extremitätenskelettes gegeben und anfänglich von den Elementen nicht zu unterscheiden, die die Knorpel liefern. Sowie dann aber diese Hartgebilde deutlich zu werden beginnen, fangen auch die Zwischenglieder an einen bestimmten Charakter anzunehmen in ähnlicher Weise, wie bei der Differenzierung der knorpeligen Wirbel und der *Lig. intervertebralia*. Anfänglich zeigen alle Gelenkanlagen in ihrer ganzen Breite so ziemlich dieselbe Dicke und zugleich überragen dieselben die Knorpelenden an gewissen Stellen, wie z. B. an den Finger- und Zehengelenken, so dass sie wie große »Zwischenscheiben« (Henke und Reyher) erscheinen. Nach und nach verändern sich jedoch die Gelenkanlagen so, dass sie an ihren Randteilen sich verdicken und in der Mitte je zwischen den beiden Knorpeln dünner werden, was am Ende so weit geht, dass die Gelenkgegenden wie dicke Ringwülste um die Knorpelenden erscheinen, welche letzteren mittlerweile einander ganz nahe gerückt sind. Gleichzeitig hiermit wandeln

sich die Gelenkstellen in ihren äußeren Teilen je länger um so deutlicher in Fasergewebe um, worauf dann in einem gewissen Stadium auch die Gelenkhöhle in Form einer engen Spalte erscheint. Diese für die Gelenkbildung wichtigste Erscheinung ist, wie mir scheint, ein ziemlich verwickelter Vorgang. Untersucht man die Handgelenke menschlicher Embryonen des vierten Monates, so findet man, dass überall die Knorpelenden ohne bindegewebigen Überzug die Gelenkhöhle begrenzen, und führt dies zur Annahme, dass die einander entgegenwachsenden Knorpel die mittleren Teile der Gelenkanlagen nach den Seiten drängen, bis sie selbst zur Berührung kommen, womit dann die Gelenkhöhle gegeben wäre. Zu diesem Vorgange kommt dann in den peripherischen Teilen der Gelenke noch eine *Solutio continui*, welche vielleicht in gewissen Gelenken, wie denen mit Zwischenscheiben, als einziger Faktor auftritt, bei welcher Spaltbildung wohl unzweifelhaft mechanische, von den umgebenden Weichteilen (Muskel, Sehnen, Bänder) ausgehende Wirkungen eine Hauptrolle spielen. Ob in einzelnen Fällen auch Erweichungen bei der Gelenkbildung beteiligt sind, ist fraglich, und möchte ich die sogenannten Halbgelenke, bei denen so etwas sich findet, hier nicht herbeiziehen.

Die erste typische Gestaltung der Gelenkflächen leite ich von Wachstumserscheinungen ab, indem dieselbe, wie z. B. am Tarsus, Carpus, Hüftgelenke, Ellbogengelenke u. s. w., zu einer Zeit auftritt, in welcher an einen Einfluss von Muskelwirkungen (L. Fick) unmöglich gedacht werden kann, dagegen bin ich vollkommen bereit zuzugestehen, dass die gebildeten Gelenkenden später noch mannigfach sich umgestalten und gewissermaßen sich abschleifen.

In betreff der Zeit, in welcher die Gelenke sich bilden, so bemerke ich, dass dieselben bei menschlichen Embryonen 6—8 Wochen nach dem ersten Auftreten der betreffenden Knorpel erscheinen. So finde ich bei vier Monate alten menschlichen Embryonen an den Extremitäten alle Gelenke bis auf die der letzten Phalangen angelegt.

Die Skelettteile der Extremitäten sind alle als echte hyaline Knorpel vorgebildet mit Ausnahme der *Clavicula*, die zwar auch präformiert ist, aber aus einem Blasteme besteht, das zwischen Knorpel und zelliger Bindesubstanz die Mitte hält.

Anmerkung. Die *Clavicula* ist der erste Knochen, der beim Menschen ossifiziert, und zwar in der 7. Woche, und erreicht rasch eine bedeutende Größe, so dass sie im 3. Monate bereits 8—9 mm Länge besitzt. **Clavicula.**

Die sternale Epiphyse der *Clavicula* entwickelt zwischen dem 15. und 18.—20. Jahre einen Knochenkern in sich, der erst am Ende der Wachstumsperiode (22.—25. Jahr) mit dem Hauptstücke verwächst.

Scapula.

Das Schulterblatt verknöchert im Anfange des 3. Monates mit einem mittleren Kerne, der bald über den ganzen Knorpel sich ausdehnt mit Ausnahme des hinteren Randes, des unteren Winkels, des *Processus coracoideus*, der *Cavitas glenoidea*, der *Spina scapulae* (Knorpelbeleg sehr dünn) und des *Acromion*, die noch beim Neugeborenen knorpelig sind und wie Epiphysen und Apophysen eines Röhrenknochens beim weiteren Wachstume sich beteiligen. Im ersten Jahre erhält der *Proc. coracoideus* einen besonderen Kern. Andere Kerne erscheinen erst später, so im 10. oder 11. Jahre ein Kern am oberen Abschnitte der *Cavitas glenoidea*, und zur Zeit der Pubertät: 1) zwei neue Kerne im *Proc. coracoideus*, einer an der Spitze und einer an der Basis nach hinten zu, 2) zwei bis drei Kerne im *Acromion*, 3) ein dünner scheibenförmiger Kern in der ganzen Ausdehnung der *Cavitas glenoidea*, 4) ein Kern im unteren Winkel, 5) ein langer streifenförmiger Kern in der ganzen Länge der Basis und 6) ein nicht beständig vorhandener Kern in der Spina. Von allen diesen Nebenkernen verwächst zuerst der Hauptkern des Rabenschnabelfortsatzes mit dem Knochen (nach dem 16.—17. Jahre), und bis zum 22. bis 25. Jahre hat der Knochen in der Regel alle Kerne in sich aufgenommen.

Humerus.

Das Oberarmbein ossifiziert in der 8. oder 9. Woche in der Diaphyse. Bei der Geburt sind, seltene Ausnahmen abgerechnet, die die obere Epiphyse betreffen, die beiden Epiphysen noch vollkommen knorpelig, die Diaphyse verknöchert. Im ersten Jahre bilden sich dann zuerst zwei Kerne in den Epiphysen, und zwar einer in der oberen Epiphyse und etwas später einer in der *Eminentia capitata*. Bald nachher (im 2. Jahre) erscheint ein Kern im *Tuberculum majus* und etwas später einer im *Tuberculum minus*. Zu diesen Kernen gesellen sich dann noch solche in den Kondylen (5.—10. Jahr), von denen der im *Condylus internus* vor dem andern auftritt, und in der *Trochlea* (12. Jahr, nach Schwegel im 2.—5. Jahr), von welchen Nebenkernen die oberen früher als die unteren mit dem Hauptepiphysenkerne sich verbinden. Zwischen dem 16. und 20. Jahre verwachsen die Epiphysen mit der Diaphyse, und zwar die untere früher als die obere.

Radius, Ulna.

Bei den Vorderarmknochen beginnt die Verknöcherung der Diaphyse im 3. Fötalmonate, doch bleiben die Epiphysen auch nach der Geburt noch lange knorpelig. Bei beiden Knochen erscheinen die unteren Epiphysenkerne vor den oberen, und zwar beim Radius früher (im 5. Jahre, Uffelmann) als bei der Ulna (im 6. Jahre, Uffelmann). Der obere Kern tritt im Radius im 5. bis 7. Jahre einfach, in der Ulna, an der Endplatte des Olekranon, doppelt auf, und zwar ein medialer größerer Kern im 11. Jahre und ein lateraler kleinerer im 14. Jahre (Uffelmann). Nebenkerne, die zum Teil nicht beständig sind, kommen vor in der *Tuberositas radii*, im *Processus coronoideus ulnae* (Schwegel), zwischen Olekranon und Diaphyse (Schwegel, von Uffelmann geleugnet), in den Griffelfortsätzen von Radius und Ulna. Epiphysen und Diaphysen verschmelzen an den oberen Enden dieser Knochen um das 16. Jahr, an den unteren Enden im 19.—20. Jahre.

Carpus.

Die knorpeligen Handwurzelstücke werden schon im 2. Fötalmonate deutlich und bleiben in der Regel knorpelig bis zur Geburt. Die Verknöcherung findet bei allen mit einem Kerne statt (nach Rambaud und Renault beim *Naviculare* mit zwei Kernen), und zwar in folgender Reihenfolge und Zeit: 1) *Capitatum* (1. Jahr); 2) *Hamatum* (1. Jahr); 3) *Triquetrum* (3. Jahr);

4) *Trapezium* (5. Jahr); 5) *Lunatum* (5. Jahr); 6) *Naviculare* (6. und 7. Jahr); 7) *Trapezoideum* (7.—8. Jahr); 8) *Pisiforme* (12. Jahr).

Centrale carpi.

Sehr beachtenswert erscheint die Entdeckung eines 9. Handwurzelknorpels bei jungen Embryonen durch Henke und Reyher und E. Rosenberg, welcher offenbar dem bleibenden *Centrale* des *Carpus* einiger Säuger, der Reptilien und Amphibien entspricht. Nach E. Rosenberg erscheint das *Centrale* bei Embryonen des 2. Monates, sobald die übrigen Handwurzelknorpel deutlich sind, und erhält sich bis in den Anfang des 3. Monates, zu welcher Zeit es sich noch in einer Extremität von 0,85 cm Gesamtlänge vorfand. Von da an schwindet das *Centrale* von der Volarseite nach dem Handrücken zu und ist bereits bei einer Länge von Vorderarm und Hand von 1,5 cm nicht mehr da.

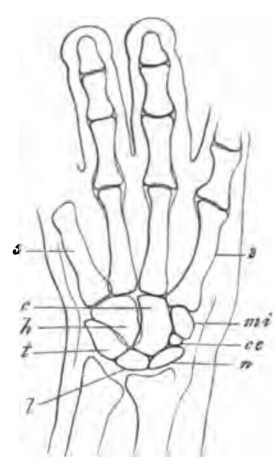


Fig. 147.

Das normale Vorkommen eines embryonalen *Centrale* ist von mir bei vier 2—3 monatlichen Embryonen (Fig. 147) und von Lebouco an 68 Händen von 45 Embryonen des 2.—5. Monates bestätigt worden. Abweichend von Rosenberg und von dem, was auch ich bei zwei Embryonen gefunden zu haben glaubte (1. Aufl.), behauptet Lebouco, dass das *Centrale* nicht schwindet, sondern von der *Vola* gegen das *Dorsum manus* mit dem *Radiale* (*Naviculare*) verschmelze und am distalen Ende dieses Knochens oft noch in deutlichen Spuren zu erkennen sei, wie denn auch bekanntlich seit Grubers Untersuchungen schon ziemlich viele Fälle eines *Centrale* bei Erwachsenen bekannt geworden sind. Beim Orang, der normal ein *Centrale* besitzt, sah L. eine Verschmelzung desselben mit dem *Radiale*. Andere Säuger, wie Hund und Katze (Flower, E. Rosenberg), *Vespertilio murinus, Sorex, Halmaturus, Didelphys* (Lebouco), besitzen als Embryonen *Centralia*, die später mit dem *Rad o-intermedium* oder *Radiale* verschmelzen.

Ossa metacarpi.

Die *Ossa metacarpi* verknöchern in den Diaphysen schon im 4. Monate, und zwar nach Schwegel gewöhnlich in folgender Reihenfolge: zweiter *Metacarpus*, dann dritter und erster, endlich nacheinander vierter und fünfter. In derselben Reihenfolge und um dieselbe Zeit verknöchern auch die Phalangen, und zwar die der ersten Reihe früher als die andern, in welcher Beziehung noch besonders hervorzuheben ist, dass die ersten und zweiten Phalangen von der Diaphyse aus verknöchern, die Nagelphalanx dagegen vom distalen Ende aus und zwar in erster Linie durch periostale Ablagerungen. Bei der Geburt sind alle diese Knochen fast ganz verknöchert, besitzen jedoch alle je eine große knorpelige Epiphyse, welche bei allen Phalangen und dem *Metacarpus* I das proximale, bei den andern Metacarpusknochen das distale Ende einnimmt.

Fig. 147. Flächenschnitt der Hand eines menschlichen Embryo vom 3. Monate. Daumen und *Carpale primum* (*Multangulum majus*) nicht sichtbar. Vergr. 10mal. *n Naviculare* (*Radiale*); *l Lunatum* (*Intermedium*); *t Triquetrum* (*Ulnare*); *cc Centrale carpi*; *mi Multangulum minus* (*Carpale secundum*); *c Capitatum* (*Carpale tertium*); *h Hamatum* (*Carpale quartum*); 2 zweiter *Metacarpus*; 5 fünfter *Metacarpus*.

In dieser Epiphyse entstehen in den Metacarpusknochen vom zweiten, in den Phalangen vom dritten Jahre an früher oder später besondere Kerne, welche erst nach der Pubertät mit den Diaphysen sich verbinden. Nach SCHWEGEL sollen alle Phalangen und Metacarpusknochen an beiden Enden Epiphysenkerne besitzen, wie dies schon ALBIN für den *Metatarsus* und *Metacarpus* I angegeben hatte. ALLEN THOMSON (und HUMPHRY) bestätigt ALBINS Angabe und fand auch am 2. *Metacarpus* eine proximale Epiphyse, meldet jedoch nichts derartiges von den Phalangen. Dagegen sah THOMSON beim Seehunde an der hinteren Extremität an den Metatarsusknochen und beim Delphine auch an den Phalangen je zwei Epiphysen.

Os coxae. Von den Knochen der unteren Extremität hat das Hüftbein als Vorläufer einen zusammenhängenden Knorpel von der Gestalt des späteren Knochens, der jedoch, wie GEGENBAUR meldet (Morph. Jahrb., II, 238), nach E. ROSENBERGS Entdeckung beim Menschen ursprünglich aus zwei Stücken besteht, dem Schambeinteil und dem Darmbeinsitzbeinteil, eine Angabe, die ich bisher noch nicht zu bestätigen vermochte. Nach A. BUNGE hat bei Amphibien und Reptilien der Beckengürtel eine einheitliche knorpelige Anlage, wogegen bei Vögeln das Schambein selbständig entsteht (Entw. d. Beckengürtels, Dorpat 1880). Die Verknöcherung beginnt mit drei Kernen, einem im Darmbeine im 3. bis 4. Monate, einem (selten zwei) im absteigenden Aste des Sitzbeines im 4. bis 5. Monate und einem (selten zwei) im horizontalen Schambeinaste im 5. bis 7. Monate. Beim Neugeborenen sind noch knorpelig der Darmbeinkamm, der ganze Pfannenrand und die Pfanne, in deren Tiefe jedoch die drei Knochenkerne durch Knorpel getrennt der Oberfläche nahe stehen, der absteigende Schambein- und der aufsteigende Sitzbeinast, der Sitzbeinhöcker und der Sitzbeinstachel. Zwischen dem 6.—12.—14. Jahre entstehen drei Epiphysenkerne da, wo die drei Knochen im *Acetabulum* zusammenstoßen, *Epiphyses acetabuli* (SCHWEGEL), deren Beständigkeit und genaueres Verhalten noch weiter zu untersuchen ist. Einer davon am Schambeine (*os cotyloidien*, RAMBAUD und RENAULT, *os acetabuli*, W. KRAUSE) erweckt besonderes Interesse, weil derselbe, wenn er, wie beim Kaninchen nach KRAUSE, später mit dem Sitzbeine verschmilzt, das Schambein von der Pfanne ausschließt, auf welches Verhalten bei gewissen Tieren GEGENBAUR die Aufmerksamkeit gelenkt hat (l. c.). Um dieselbe Zeit wie diese Kerne entsteht auch ein Epiphysenkern an der *Superficies auricularis* des *Os ilei* und am Symphysenende des *Os pubis* (SCHWEGEL) und Nebenknochenpunkte in der *Spina anterior inferior ilei*, der *Crista ilei*, der *Tuberositas* und *Spina ischii*, dem *Tuberculum pubicum*, der *Eminentia iliopectinea* und dem Grunde der Pfanne (*Apophyses juncturae*, SCHWEGEL). Von allen diesen Knochenpunkten vereinigen sich zuerst vom 7. oder 8. Jahre an die den *Arcus pubis* begrenzenden Teile der Schambeine und Sitzbeine, dagegen sind die drei Hauptstücke samt ihren im 14.—18. Jahre mit den betreffenden Diaphysen verschmelzenden Epiphysen in der Pfanne bis zur Pubertätszeit durch einen Y-förmigen, die Knochenkerne der *Apophyses juncturae* enthaltenden Knorpel geschieden, und tritt die Verschmelzung dieser Teile im 17. oder 18. Jahre ein, nachdem im Grunde der Pfanne vorher oft ein einziger Knochenkern entstanden ist, auf den der Name *Os acetabuli* am besten passen würde. Die Nebenkerne verschmelzen erst gegen das Ende der Wachstumsperiode mit dem übrigen Knochen.

Femur. Der Oberschenkel erhält seinen Diaphysenkern am Ende des 2. Monates

und verknöchert bald in seiner Diaphyse in großer Ausdehnung. Am Ende der Fötalperiode zeigt sich ein Kern in der unteren Epiphyse und bald nach der Geburt einer im Kopfe. Dazu kommen dann noch im 3.—11. Jahre ein Kern im *Trochanter major* und im 13.—14. Jahre einer im *Trochanter minor*. In umgekehrter Reihenfolge verschmelzen dann diese Kerne mit der Diaphyse zwischen dem 17. und 24. Jahre, und somit der *Trochanter minor* zuerst, zuletzt die untere Epiphyse. Nach Schwegel haben auch die Kondylen des Femur ihre besonderen, vom 4.—8. Jahre entstehenden Kerne, die vom 7.—14. Jahre mit dem Epiphysenkern sich vereinen.

Tibia, Fibula.

Die Unterschenkelknochen verknöchern von der Mitte aus im Anfange des 3. Monates. Bei der Geburt sind beide Enden noch knorpelig, erhalten jedoch ihre Kerne, von denen die oberen zuerst auftreten, im 1.—3. Jahre, so dass die der *Fibula* um ein Jahr und mehr später auftreten als die der *Tibia*. Um das 18.—20. Jahr, auch wohl später, vereinen sich die Epiphysen mit den Diaphysen und zwar die unteren zuerst. Nebenkerne können vorkommen in der *Tuberositas tibiae* und in den *Malleoli* (Schwegel). Die Kniescheibe ist schon im 2. Monate als Knorpel sichtbar, erhält jedoch ihren Kern nicht vor dem 1.—3. Jahre.

Ossa pedis.

Von den Fußwurzelknochen verknöchern vor der Geburt meist nur der *Calcaneus* (6. Monat) und *Astragalus* (7. Monat), manchmal auch das *Cuboideum*. Im ersten Jahre ossifizieren das *Naviculare* (Schwegel; nach Quain im 4. oder 5. Jahre) und *Cuneiforme* I., das *Cuneiforme* II. im dritten und das III. im vierten Jahre. Der *Calcaneus* erhält zwischen dem 6. und 10. Jahre einen Nebenkern oben am Fersenhöcker, der nach der Pubertät mit dem Hauptknochen verschmilzt.

Mittelfußknochen und Zehenglieder verhalten sich wie die der Hand, nur dass ihre Kerne und die Verschmelzungen derselben im allgemeinen etwas später auftreten als an der Hand.

II. Entwickelung des Nervensystemes.

§ 27.

Erste Entwickelung des Gehirnes, der Hirnblasen, Krümmungen des Gehirnes. Frühe Zustände des Vorderhirnes und Mittelhirnes.

Erste Anlage des Medullarrohres.

Aus früheren Schilderungen ist hinreichend bekannt, dass das zentrale Nervensystem im Bereiche der Stammzone der Embryonalanlage aus einer langen, mäßig breiten Platte, der Medullarplatte, sich anlegt, welche mit dem Hornblatte ununterbrochen zusammenhängt und nach und nach zu einem Halbkanale sich umwandelt, dessen nach der Rückseite offene Rinne die Rückenfurche und dessen Begrenzungsränder die Rückenwülste heißen (Fig. 26, 27). Der allmähliche Verschluss dieser Rinne am Rumpfe und am Kopfe und die Bildung eines zusammenhängenden Medullarrohres sind ebenfalls schon besprochen,

ebenso wie die ersten Zustände des Gehirnes, das Auftreten der drei Hirnblasen und der aus dem Vorderhirne hervorsprossenden Augenblasen, in welcher Beziehung daran erinnert werden kann, dass bei den Säugern diese Gliederungen schon vor dem Verschlusse der Rückenfurche deutlich werden.

Vh
A bl
Mh
Mr'
Hh
H
Vom
Uw
Mr

Fig. 148.

Primitives Vorderhirn.

In weiterer Entwickelung verändert sich zuerst das **Vorderhirn**. Dasselbe besteht ursprünglich gewissermaßen nur aus zwei seitlichen Ausbuchtungen, den Augenblasen. Nach und nach aber wächst der zwischen den Augenblasen gelegene Teil nach vorn und oben aus (Fig. 148 *Vh*) und kommen so die Augenblasen etwas nach hinten und unten zu liegen. Indem nun diese Vorgänge immer mehr an Ausdehnung gewinnen und zugleich die primitiven Augenblasen vom Vorderhirne sich abschnüren und mit einem Stiele, der Anlage des Opticus, sich versehen, sondert sich endlich das Vorderhirn in zwei Abschnitte, in einen vorderen, das **sekundäre Vorderhirn**, Mihalkovics, vor und über den Augenblasen, und einen hinteren, das **Zwischenhirn**, mit dessen unterer Seite die Augenblasen in Verbindung stehen.

Sekundäres Vorderhirn.

Zwischenhirn.

Dritte Hirnblase.

Eine Sonderung in zwei Teile macht sich auch an der dritten Hirnblase in einer gewissen Weise geltend, doch werden diese Abschnitte, die **Hinterhirn** und **Nachhirn** heißen, erst von dem Zeitpunkte an bemerklich, in welchem die Anlagen des kleinen Gehirnes bestimmter auftreten, was nicht vor der Ausbildung der Hirnkrümmung geschieht.

Hinterhirn, Nachhirn.

Krümmungen des Gehirnes.

Das eben gebildete Gehirn liegt anfänglich mit allen seinen Teilen in einer Ebene, später jedoch biegt sich dasselbe gleichzeitig mit den schon früher gebildeten Kopfkrümmungen in eigentümlicher Weise.

Verfolgt man die Längsachse des Gehirnes solcher Embryonen oder noch besser den Verlauf der inneren Höhlung desselben oder des Hirn-

Fig. 148. Vorderer Teil eines Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages vom Rücken her, 40mal vergr. Buchstaben wie in Fig. 34. *Mr'* Wand der zweiten Hirnblase.

kanales, so ergibt sich eine erste Krümmung am Übergange des Rückenmarkes in die *Medulla oblongata*, die **Nackenkrümmung** des Gehirnes, welche viel stärker ausgeprägt ist als die entsprechende Krümmung des Kopfes. Eine zweite noch beträchtlichere Biegung findet sich am Hinterhirne, da, wo Hinternhirn und Nachhirn ineinander übergehen, und

Nackenkrümmung.



Fig. 149.

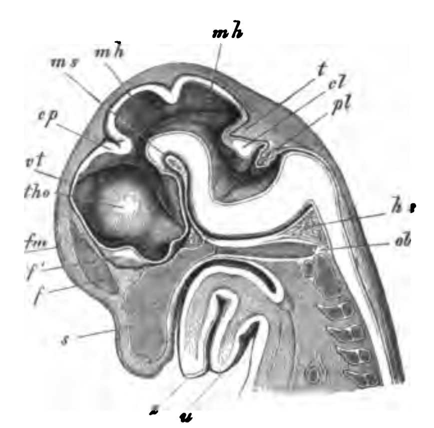


Fig. 150.

zwar genau in der Gegend, wo später die Varolsbrücke entsteht; ich heiße dieselbe die **Brückenkrümmung**. Der vordere Schenkel dieser Krümmung führt bis zum Mittelhirn, welches in dieser Zeit den erhabensten Teil des ganzen Gehirnes darstellt (Fig. 149, 150). Am Mittelhirn beginnt dann eine letzte oder die **Scheitelkrümmung**, indem Zwischenhirn und Vorderhirn wiederum nahezu unter einem rechten Winkel zum Mittelhirn und Hinterhirn gestellt und mit ihrer Längsachse nach unten gerichtet sind. Diese Krümmungen des Gehirnes entsprechen bis zu einem gewissen Grade den Biegungen, welche am Kopfe junger Embryonen sich

Brückenkrümmung.

Scheitelkrümmung.

Fig. 149. Zentralnervensystem eines menschlichen Embryo von 17,6 mm Länge (7. Woche). 1. Ansicht des Embryo von hinten mit bloßgelegtem Hirn und Mark und den neben demselben gelegenen Spinalganglien. 2. Ansicht des Gehirnes und oberen Teiles des Rückenmarkes von der Seite. 3. Ansicht des Gehirnes von oben. *v* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *n* Nachhirn; *z'* vorderes unteres Ende des Zwischenhirnes, wo später das *Tuber cinereum* liegt. Die rundliche Stelle davor ist der Sehnerv.

Fig. 150. Kopf eines Schafembryo von 3,6 cm Länge (Kopflänge 1,46 cm), sagittal in der Medianebene durchschnitten, 3mal vergr. *u* Unterkiefer; *z* Zunge; *s Septum narium; ob Occipitale basilare; tho Thalamus opticus; vt* Decke des *Ventriculus tertius; cp Commissura posterior; mh* Mittelhirn mit einer zufällig entstandenen Falte; *ms* der mittlere Schädelbalken v. Rathke (vorderer Schädelbalken, ich); *hs* hinterer Schädelbalken; *f Falx cerebri; f'* Schlussplatte des Vorderhirnes; *fm* in der Verlängerung dieser Linie das *Foramen Monroi*, von welchem aus eine Rinne rückwärts und abwärts zum Sehnerven zieht, der hohl ist; *t Tentorium cerebelli; cl Cerebellum; pl Plexus chorioideus ventriculi IV.*

finden, indem der Nackenhöcker und der Scheitelhöcker des Kopfes auch am zentralen Nervensysteme und zum Teil noch deutlicher sich bemerklich machen; allein dieses hat noch eine Biegung, von welcher der Kopf nichts zeigt, und diese ist die mittlere Krümmung zwischen Hinterhirn und Mittelhirn oder die Brückenkrümmung.

Ursachen der Krümmungen des Gehirnes. Es ist nicht leicht zu sagen, was die Ursache der Krümmungen des zentralen Nervensystemes ist. Meiner Ansicht zufolge erklärt sich ein Teil der Krümmungen und zwar die Nackenkrümmung und die Scheitelkrümmung, wie dies Rathke zuerst richtig angegeben hat, aus dem in frühen Zeiten alle andern Teile übertreffenden Längenwachstume des zentralen Nervensystemes. Dass die Biegungen gerade an diesen zwei Stellen eintreten, erklärt Rathke aus dem Umstande, dass die Achse des Skelettes an der Grenze zwischen Wirbelsäule und Schädel und an der Schädelbasis, da, wo die Chorda aufhört und, wie ich hinzufügen möchte, die Hypophysis sich bildet, am nachgiebigsten ist. Wird nun auch in dieser Weise die Krümmung von Kopf und Hirn im allgemeinen ganz gut erklärt, so genügt das Aufgestellte doch nicht, um die eigenthümliche Gestalt des letzteren im einzelnen begreiflich zu machen. Es muss daher noch ein besonderes Moment bei der Gestaltung des Gehirnes im Spiele sein, und dieses finde ich in dem Auftreten der Hirnhautfortsätze, die oben als vorderer und hinterer Schädelbalken bezeichnet wurden. Von diesen sehr früh auftretenden Fortsätzen setzt offenbar der vordere der einfachen Biegung des Hirnrohres nach der ventralen Seite ein Hindernis und bewirkt eine viel stärkere Knickung desselben, als sie der Schädel erleidet (s. auch den Längsschnitt eines Kaninchens § 46), während der hintere Balken durch Hebung des unteren Endes des Hinterhirnes die rechtwinkelige Knickung dieses Abschnittes vervollständigen hilft.

Umgestaltungen der Hirnblasen im allgemeinen. Bevor ich weitergehe, will ich vorerst im allgemeinen angeben, welche Teile des ausgebildeten Gehirnes aus den fötalen Hirnabschnitten hervorgehen. Das sekundäre Vorderhirn wird zum großen Gehirn mit Inbegriff der *Corpora striata*, des *Corpus callosum* und des *Fornix*, wogegen aus dem Zwischengehirn die Sehhügel und die Teile am Boden des dritten Ventrikels sich entwickeln. Das Mittelhirn, anfangs ein großer Abschnitt, tritt später ganz zurück und gestaltet sich zu nichts anderem als zu den Vierhügeln, das Hinterhirn gibt die Varolsbrücke und das Cerebellum und das Nachhirn das verlängerte Mark.

Vorderhirn und Zwischenhirn. Zu den einzelnen Hirnteilen übergehend, bespreche ich zuerst das sekundäre Vorderhirn und Zwischenhirn. Das sekundäre Vorderhirn, dessen Entstehung aus dem mittleren Teile des primitiven Vorderhirnes oben schon besprochen wurde, wandelt sich bald nach seinem Auftreten

in ein paariges Gebilde um, indem die seitlichen Teile desselben nach oben und hinten sich ausbuchten und schon im Stadium der Fig. 151 hinten durch eine starke Einbiegung vom Zwischenhirne sich scheiden, während auch an ihrer oberen Seite eine Längsfurche sich bemerklich macht, in welche ein von der Schädelwand ausgehender sagittaler Fortsatz, die primitive große Sichel, hineinragt. Die Höhle dieser Hemisphärenblasen (*hh*) mündet durch je eine große Öffnung (*m*), das primitive *Foramen Monroi*, in einen mittleren Teil des sekundären Vorderhirnes und durch diesen in die Höhle des Zwischenhirnes (*t*) ein. Diesen mittleren Teil, den Fig. 151 zeigt, betrachte ich mit Mihalkovics als Boden- oder Stammteil des sekundären Vorderhirnes.

Die einmal gebildeten Hemisphärenblasen liegen nur kurze Zeit vor dem Zwischenhirn, und findet man beim Menschen, dass dieselben schon im zweiten Monate nach hinten und außen sich verlängern, bogenförmig um den Sehhügel und Hirnstiel herumwachsen und erst den Unterlappen und dann auch den Hinterlappen anbilden. Im dritten Monate ist der *Thalamus opticus* von dem mächtig heranwachsenden Großhirne schon ganz überlagert, dagegen bleibt der Vierhügel oder das Mittelhirn längere Zeit frei (Fig. 152, 153), wird jedoch im fünften Monate ebenfalls überragt, so jedoch, dass derselbe in der Ansicht von hinten anfangs noch sichtbar ist und erst im sechsten Monate ganz sich verbirgt, um welche Zeit das große Gehirn über das Cerebellum hinausreicht und zwar mehr, als dies später der Fall ist.

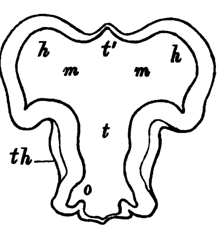


Fig. 151.

Indem ich nun die genauere Schilderung der Veränderungen der äußeren Fläche der Hemisphären für einen späteren Paragraphen mir aufspare, wende ich mich zur schwierigen Darlegung der inneren sie betreffenden Vorgänge. Unter diesen fallen in erster Linie die Verengerungen der Höhle der Hemisphärenblase, die Bildung des Streifenhügels, des *Plexus chorioideus lateralis* und die Entwickelung der sogenannten großen Hemisphärenspalte in die Augen, und erscheint es am zweckmäßigsten, behufs Schilderung derselben von einem etwas vorgerückteren Stadium auszugehen.

Innere Veränderungen der Hemisphären.

Öffnet man bei einem Embryo von drei Monaten die Hemisphären

Fig. 151. Horizontalschnitt durch das Vorderhirn und Zwischenhirn eines 15 mm langen Schafembryo. Vergr. 15mal. *h* Hemisphären des Vorderhirnes; *m* Gegend des späteren *Foramen Monroi; t'* mittlerer Teil des Vorderhirnes; *th Thalamus opticus*; *o* Ausbuchtung, die tiefer zum Opticus führt; *t* Höhlung des Zwischenhirnes (*Ventriculus tertius*).

von oben durch einen horizontalen Schnitt (Fig. 154), so findet man im Innern derselben eine große Höhle, die jedoch von einer rötlichen, gekräuselten, faltigen Masse nahezu ganz erfüllt wird, die nichts anderes ist als der unverhältnismäßig große *Plexus chorioideus lateralis*. Schneidet man denselben von der medialen Wand der Hemisphärenblase,

Plexus chorioideus lateralis.

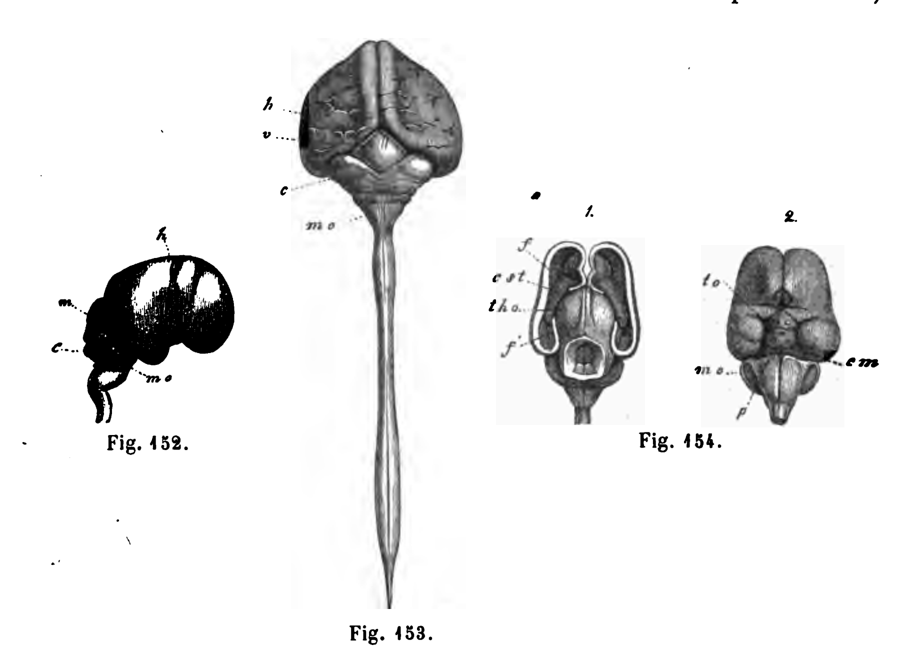


Fig. 152.

Fig. 153.

Fig. 154.

Fig. 152. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Größe. *h* Hemisphäre des großen Hirnes, an der schon alle Lappen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist; *m* Mittelhirn; *c Cerebellum*; *mo* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Fig. 153. Gehirn und Mark eines vier Monate alten Embryo des Menschen in natürlicher Größe. *h* Hemisphären des großen Hirnes; *v* Vierhügel; *c* kleines Gehirn, dessen scheinbar hinterste Windung nichts anderes ist als die *Membrana obturatoria ventriculi*; *mo* verlängertes Mark.

Fig. 154. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. 1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirne. *f* vorderer Teil des abgeschnittenen Randbogens des großen Hirnes; *f'* hinterer Teil des Randbogens, der einen Vorsprung nach innen, das Ammonshorn bedingt; *cst Corpus striatum*, davor eine starke, nach innen vortretende Einbiegung der Hemisphärenwand, die später vergeht; *tho Thalamus opticus*. 2. Dasselbe Gehirn von unten. *to Tractus opticus*, noch querstehend; *cm Corpora mamillaria*, eine einfache Masse bildend; *p Pons Varoli*; *mo* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*. Außerdem sieht man noch das *Tuber cinereum* und die abgeschnittenen zwei *Nervi optici* und am Vorderlappen die beiden *Bulbi* und *Tractus olfactorii*.

von welcher er ausgeht, ab, so findet man unter demselben eine längliche kolbenförmige Erhabenheit, das *Corpus striatum*, welches nach außen und vor dem Zwischenhirne oder Sehhügel befindlich tief unter demselben liegt und durch eine tiefe enge Spalte von ihm getrennt erscheint, in Wahrheit aber doch in seinen hinteren zwei Dritteilen mit dem Thalamus verschmolzen ist. Eine noch engere, aber weniger tiefe Spalte scheidet den Streifenhügel auch von der äußeren Wand der Hemisphärenblase, die hier etwas dicker ist als an den benachbarten Stellen und sowohl nach außen als nach innen leicht konvex vorspringt. Die Hemisphärenblasen sind in diesem Stadium an der ganzen oberen Seite und vorn durch eine tiefe Spalte voneinander geschieden und ganz ohne alle Verbindung, wogegen sie vorn und nach unten zu zwar durch eine Fortsetzung der eben erwähnten Spalte getrennt erscheinen, jedoch im Grunde der Spalte untereinander zusammenhängen. Diese Verbindungsplatte oder Schlussplatte ist eine weitere Entwickelung des ursprünglichen Mittelstückes zwischen beiden Hemisphärenblasen (Fig. 151 bei *t'*) und läuft an der unteren Seite des Gehirnes bis zur Gegend des Chiasma der Sehnerven. In der großen Hirnspalte liegt die nun gut entwickelte primitive Sichel, welche jedoch um diese Zeit beim Mangel eines Balkens und des Gewölbes bis zur Oberfläche des Sehhügels reicht und zum Teil zwischen diesem und den Hemisphären zur Schädelbasis herabzieht (Fig. 155), zum Teil in das Bindegewebe der *Tela chorioidea superior* und der seitlichen Adergeflechte sich fortsetzt, wie dies später genauer auseinandergesetzt werden wird. Noch bemerke ich, dass die Höhle der Hemisphären zwischen dem vorderen Ende des Sehhügels und der Schlussplatte beider Hemisphären durch ein spaltenförmiges, aber immer noch ziemlich weites *Foramen Monroi* mit dem engen dritten Ventrikel zwischen beiden Sehhügeln sich verbindet.

Corpus striatum.

Schlussplatte der Hemisphären oder des Vorderhirnes.

Primitive Sichel.

Versuchen wir nun die eben geschilderten Verhältnisse aus den einfachen Anfängen der Fig. 151 abzuleiten, so ist es am zweckmäßigsten, eine Reihe von Schnitten früherer Zustände zu Grunde zu legen. Fig. 155 zeigt einen Horizontalabschnitt der oberen Teile beider Hemisphären eines Kaninchenembryo über den Adergeflechten, von welch letzteren jedoch der oberste Teil, obschon nicht angeschnitten, bei *pl* sichtbar ist, und läßt die große Höhle *sv* im Innern der Hirnblasen erkennen, deren Wandungen an der lateralen Seite stärker sind als an der medialen, die dem *Thalamus opticus* zugewendet erscheint. An diesem (*th o*) erkennt man die dicken Seitenteile, den engen dritten Ventrikel und vorn eine dünne Decke oder Deckplatte *tho'*, aus der später das Epithel der *Tela chorioidea superior* und des *Plexus chorioideus*

Deckplatte des 3. Ventrikels.

ventriculi tertii sich gestaltet. Zwischen beiden Hemisphären dringt von vorn her die primitive Falx *f* ein, spaltet sich am Sehhügel in zwei Blätter, die rechts und links vom *Thalamus* zwischen ihm und den Hemisphären rückwärts laufen und mit den seitlichen Teilen des mittleren Schädelbalkens *ms* sich verbinden.

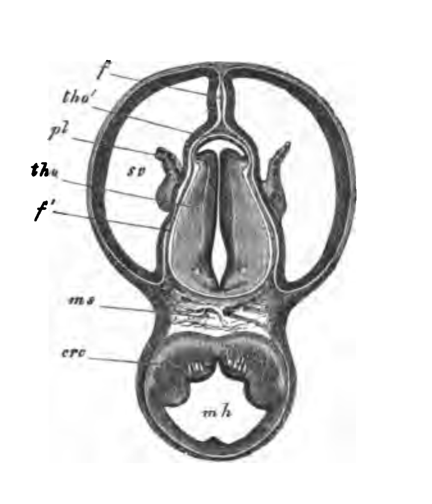


Fig. 155.

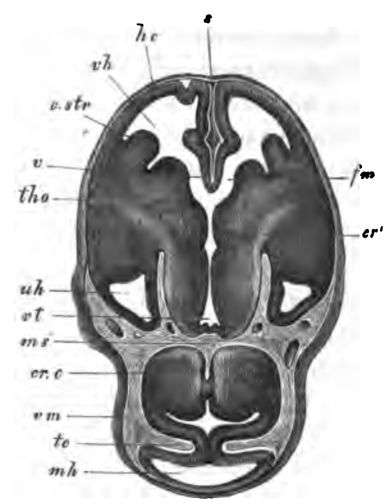


Fig. 156.

Ein zweiter tieferer, durch dasselbe Gehirn gelegter Schnitt (Fig. 156) zeigt in bemerkenswerter Weise abgeänderte Verhältnisse. Vorderhirn und Zwischenhirn bilden hier eine einzige zusammenhängende Masse, und sieht man nicht nur den vorn zweigeteilten Streifenhügel (*cstr*) mit dem *Thalamus* (*th o*) in breiter Verbindung, sondern es strahlt auch bei *cr'* die Faserung des Hirnstieles aus dem einen dieser Ganglien in

Fig. 155. Horizontalschnitt des Schädels und Gehirnes eines Kaninchenembryo von 16 Tagen über dem Streifenhügel durch den seitlichen Ventrikel, 10mal vergr. *mh* Mittelhirn; *ms* mittlerer Schädelbalken; *tho* Zwischenhirn oder *Thalamus opticus* mit dem 3. Ventrikel; *tho'* vordere Wand des *Thalamus opticus* oder Deckplatte desselben; *sv* Höhle der Hemisphären oder seitlicher Ventrikel; *pl Plexus chorioideus lateralis; f Falx cerebri primitiva* und *Pia; f'* Fortsetzung dieser Teile zwischen Sehhügel und Hemisphäre bis zum mittleren Schädelbalken; *cr c Crus cerebri.*

Fig. 156. Horizontalschnitt durch das Gehirn und den Schädel desselben Kaninchens wie Fig. 155 in der Gegend der *Corpora striata.* Vergr. fast 40mal. *hc* Hemisphäre des Gehirnes; *vh* Vorderhirn; *v* Schlussplatte der Hemisphären; *fm Foramina Monroi; cstr Corpus striatum; tho Thalamus opticus; cr'* Ausstrahlung des Hirnstieles in beide diese Teile; *vt Ventriculus III; uh* Unterhirn; *ms* mittlerer Schädelbalken; *crc* Hirnstiel; *vm Velum medullare superius; tc Tentorium cerebelli,* dahinter der hinterste Teil des Mittelhirnes. Zur richtigen Auffassung dieses Schnittes vergleiche man den Sagittalschnitt Fig. 150.

das andere aus, und ist die Verbindung des Streifenhügels mit der äußeren Wand der Hemisphäre zu erkennen. Ferner hängen die Hemisphären vorn durch die Schlussplatte *v* im Grunde der von der Sichel *s* ausgefüllten vorderen Spalte miteinander zusammen, wogegen hinten noch ein Rest der zwei seitlichen Platten der Sichel sichtbar ist, die den Thalamus und die hinteren Teile der Großhirnblasen (*uh*) scheiden. Die Höhlen anlangend, so ist der dritte Ventrikel (*vt*) vorn durch zwei *Foramina Monroi* (*fm*) mit den Höhlen der Hemisphären verbunden, von denen hier nur bei *vh* der vorderste und bei *uh* der hinterste Teil sichtbar ist.

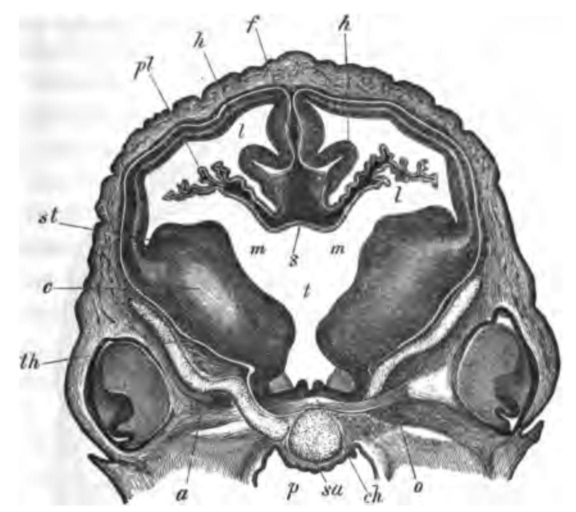


Fig. 157.

Der Frontalschnitt (Fig. 157) zeigt den vor den Hauptmassen des Zwischenhirnes gelegenen Teil des Vorderhirnes eines Schafembryo von 27 mm aus der Gegend des *Foramen Monroi.* Die großen, mit einer Furche versehenen Kolben der Streifenhügel (*st*) bilden teils den Boden des seitlichen Ventrikels (*vl*), teils begrenzen sie gemeinschaftlich mit den vordersten Teilen der Sehhügel (*th*) den Mittelraum des eigentlichen Vorderhirnes *m*, der nach unten zu in den vordersten, vor dem Chiasma

Fig. 157. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Schafembryo von 2,7 cm Länge. Vergr. 10mal. *st Corpus striatum; m Foramina Monroi; t Ventriculus III; pl Plexus lateralis; l Ventriculus lateralis; s* Schlussplatte der Hemisphären, hier Verbindungsplatte der beiden *Plexus laterales* und Fortsetzung der Deckplatte des Ventrikels; *f* große Hirnspalte mit der primitiven Sichel; *th* tiefster, vorderster Teil des *Thalamus opticus; ch* Chiasma; *o* Opticus; *c* Hirnstielfaserung; *h* Hemisphären mit einer in den Seitenventrikel vorspringenden Windung an ihrer medialen Wand; *p* Pharynx; *sa Sphenoidale anterius; a Ala parva.*

gelegenen Teil des dritten Ventrikels (*t*) übergeht. Als Decke des Mittelraumes des Vorderhirnes dient wie beim Erwachsenen der vorderste Teil der *Tela choriodea superior* (*s*), die seitlich jederseits in den *Plexus chorioideus lateralis* übergeht. Die bindegewebigen Teile dieser zwei Gebilde sind Fortsetzungen der primitiven Sichel, die nicht nur bei *f* in die große Längsspalte des Gehirnes eintritt, sondern auch beim Mangel eines Balkens und Gewölbes bis auf die Vereinigungslamelle der beiden Hemisphären und ihren Übergang in die Deckplatte des dritten Ventrikels (*s*) dringt und mit der letzteren zusammen die *Tela superior* erzeugt. Ein anderer Teil der Sichel dringt unterhalb einer eigentümlichen Windung *h* (Ammonswindung, Mihalkovics) an der medialen Wand

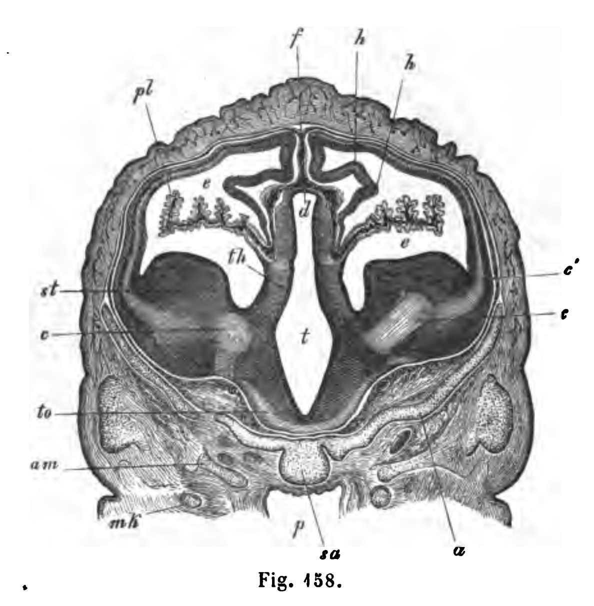


Fig. 158.

der Hemisphäre in den *Plexus lateralis* ein, dessen Zellenüberzug nichts anderes als eine Fortsetzung der Wand des Vorderhirnes ist. Und zwar

Fig. 158. Frontalschnitt durch das Gehirn des Schafembryo der Fig. 157, drei Schnitte weiter hinten. Seitlich sieht man noch eine Spur der Pigmentschicht des Auges. *Thalamus* und *Corpus striatum* sind in der Tiefe verschmolzen, und begrenzt der unterste Teil der lateralen Oberfläche des *Thalamus* den *Ventriculus lateralis*, welche Gegend später zum lateralen Abschnitte der oberen Fläche des *Thalamus* wird, oder zur Zone zwischen der *Stria cornea* und der Anheftungsstelle des *Plexus lateralis*. *to Tractus opticus*; *t Ventriculus III*; *d* Deckplatte desselben; *th Thalamus opticus*; *st Corpus striatum*; *c* Hirnstielfaserung; *c'* Ausstrahlung derselben in die laterale Wand der Hemisphären; *e* seitlicher Ventrikel mit dem *Plexus lateralis pl*; *h* in den *Ventriculus lateralis* vorspringende Windung; *f* primitive Sichel; *am Ala magna*; *a Ala parva*; *sa Sphenoidale anterius*; *p* Pharynx; *mk* Meckelscher Knorpel.

setzt sich die mediale Wand der Hemisphäre in die obere Begrenzung des Plexus fort, während die untere Zellenlage desselben in die Vereinigungslamelle beider Hemisphären übergeht. Diesem zufolge hat der ganze Plexus einen Überzug von der Medullarplatte, und ist die Stelle, wo derselbe scheinbar in den Seitenventrikel eindringt, keine Spalte der Hemisphäre, sondern nur eine Einbuchtung der medialen Wand derselben.

In Fig. 158 ist bei demselben Schafembryo die Stelle gewählt, wo Sehhügel und Streifenhügel verschmolzen sind, und ist dieser Schnitt vortrefflich geeignet, erkennen zu lassen, wie die späteren Verhältnisse der *Plexus laterales* aus den primitiven hervorgehen. Man denke sich nämlich den tiefen breiten Teil der Falx *f* durch den in der Gegend der Windung *h* aus der Hemisphärenwand hervorgewachsenen Balken und das aus dieser Wand selbst entstandene Gewölbe von dem oberen Teile, der zur bleibenden Sichel wird, getrennt, so stellt dieser untere Teil die *Tela chorioidea superior* dar, welche da, wo sie über dem dritten Ventrikel liegt, die Deckplatte desselben als epithelähnlichen Überzug gewinnt und mit ihr zusammen auch den *Plexus ventriculi III* bildet. Weiter seitwärts sitzt die Tela der oberen Fläche des Thalamus als Pia auf und zieht sich dann von dem Punkte an, wo der *Plexus lateralis* abgeht, in das Innere desselben hinein. Der Überzug dieses Plexus ist auch jetzt noch unmittelbare Fortsetzung der Wand der Hemisphäre, doch geht in diesem Stadium nur noch an der oberen Seite die ganze Wand auf den Plexus über, während an der unteren Seite nur das bereits deutliche Ependyma des Bodens des *Ventriculus lateralis* und der unteren Seitenhälfte des Thalamus es ist, welches diese Rolle übernimmt. *Tela chorioidea superior* und *Plexus lateralis* hängen somit wohl unmittelbar zusammen, doch sind die von der Medullarplatte herrührenden Belege beider an dieser Stelle ganz und gar getrennt und nur im Bereiche des *Foramen Monroi* in Verbindung, wie ein Blick auf Fig. 157 darthut.

Übersicht der Veränderungen des sekundären Vorderhirnes.

Fassen wir nun an der Hand dieser Schnitte die wesentlichen Veränderungen ins Auge, welche das sekundäre Vorderhirn nach seiner ersten Bildung erleidet, so sind es folgende.

Einmal entwickelt dieses Vorderhirn schon in früher Zeit auf jeder Seite einen selbständigen hohlen Fortsatz, der neben und über dem Zwischenhirne nach hinten und unten wuchert und niemals mit dem der andern Seite in direkte Verbindung gelangt. Während dies geschieht, trennt sich der mittlere Teil des Vorderhirnes durch eine longitudinale, von der primitiven Sichel eingenommene Spalte immer schärfer in zwei Hälften, welche jedoch im Grunde der Spalte durch eine mittlere Schluss-

oder Verbindungsplatte vereinigt bleiben, welche vor dem Thalamus beginnt und bis zum Boden des dritten Ventrikels herabläuft (Fig. 150).

Ein zweiter erwähnenswerter Vorgang ist die Verdickung der Wandungen der Hemisphärenblasen, welche am Boden derselben beginnt und zur Entwickelung des bald mächtig werdenden Streifenhügels führt. Außerdem tritt auch schon in früher Zeit, vom *Corpus striatum* ausgehend, eine langsame Verdickung der lateralen Wand der Großhirnblase auf.

Mit der Entwickelung der Großhirnganglien geht drittens auch eine Verschmelzung derselben mit dem Sehhügel Hand in Hand. Während anfangs die Hemisphärenblase nur mit dem vordersten Teile des hinter ihr liegenden Abschnittes in Verbindung ist (Fig. 149), vereinen sich später die Bodenteile derselben nach hinten fortschreitend immer mehr mit dem Zwischenhirne (Fig. 156), bis am Ende beide Ganglien mit den einander zugewendeten Teilen ganz verschmolzen sind (Fig. 154, 157, 158).

Die Verengerung der ursprünglich so weiten Höhle der Großhirnblasen hängt in erster Linie ab von den Verdickungen ihrer Wände bei der Bildung der Streifenhügel, doch sind außerdem auch noch von Einfluss die Bildung einer Falte an der medialen Wand (Fig. 158 *h*) und die Entwickelung der Schlussplatte nach hinten, die mit dem Wachstume der Sichel in Zusammenhang steht. Durch den letztgenannten Vorgang wird vor allem das Monroische Loch immer enger (s. Fig. 151, 156), an dessen Verkleinerung möglicherweise auch ein Wachstum der Hirnganglien nach vorn seinen Anteil hat. Das in Verengerung begriffene Foramen ist eine von vorn und oben nach unten und hinten gekrümmte Spalte, wie sie Fig. 150 zeigt. Endlich trägt indirekt zur Verengerung der Höhlen auch die früh erfolgende Bildung der Adergeflechte bei, welche durch eine Einstülpung der medialen Wand der Hemisphärenblase unter gleichzeitiger Bildung gefäßreicher Fortsätze der primitiven Sichel entstehen. Diese Einstülpung bildet sich in einer Linie, die vom *Foramen Monroi* aus längs der oberen Teile der Seitenfläche des Thalamus rückwärts zieht und in der Höhe der Cauda des Streifenhügels endet. In dieser Gegend ist die Hemisphärenblase nicht gespalten oder offen, wohl aber verdünnt sich im ganzen Bereiche des Plexus die Medullarplatte und gestaltet sich schließlich zum Ependyma desselben.

§ 28.

Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn.

In den bisherigen Betrachtungen geschah des Zwischenhirnes mehr nur gelegentlich Erwähnung, nun ist aber dieser Hirnteil genauer in seinen Einzelheiten zu schildern.

Zwischenhirn.

Anfänglich eine dünnwandige Blase, wie die übrigen Abteilungen des Hirnes, verdickt sich das Zwischenhirn bald in seinen Seitenteilen und lässt sich dann mit Reichert passend in einen Sehhügel- und einen Trichterteil sondern. Der Sehhügelteil nimmt die oberen und vorderen Seitenteile ein und gewinnt rasch eine sehr erhebliche Dicke (Fig. 155), so dass die ursprüngliche breite Höhle dieses Hirnabschnittes (Fig. 151) zu einer engen senkrechten Spalte, dem dritten Ventrikel, sich gestaltet. Den Umfang dieser Verdickung und somit auch die Gestalt des eben entstandenen Sehhügels, dem diese entspricht, ersieht man am besten aus Längsschnitten, wie Fig. 150 einen darstellt, welche ergibt, dass die Sehhügelregion die vorderen und oberen Teile des Zwischenhirnes einnimmt und durch eine Furche, den *Sulcus Monroi*, Reichert, von der Trichterregion des Zwischenhirnes geschieden ist.

Sehhügelteil des Zwischenhirnes.

Nach oben wird der dritte Ventrikel durch eine Deckplatte geschlossen, deren Verhältnisse aus den Fig. 155, 157, 158 hinreichend deutlich werden. Diese Deckplatte beginnt als unmittelbare Fortsetzung der Decke des Vierhügels und zeigt hier bald eine Verdickung, die nach und nach die Form eines kleinen Umschlages annimmt (Fig. 150) und die erste Spur der hinteren Kommissur darstellt. Etwas vor dieser Stelle erscheint bei etwas vorgerückteren Embryonen eine kleine, nach hinten gerichtete Ausbuchtung, die erste Spur der Zirbel, *Glandula pinealis.*

Deckplatte des 3. Ventrikels.

Commissura posterior.

Zirbel.

Weiter nach vorn wird die Deckplatte des dritten Ventrikels immer schmäler (Fig. 158), um jedoch, dicht über dem Monroischen Loche, wiederum sich zu verbreitern (Fig. 155) und dann unmittelbar in die Schlussplatte oder Vereinigungsplatte der Hemisphären sich fortzusetzen (Fig. 155, 156*v*). Diesen Übergang stellt Fig. 150 am klarsten dar, indem hier die Deckplatte des dritten Ventrikels *cp* und *vt* längs des Randes der Sichel *f* in ihrer Fortsetzung in die Schlussplatte der Hemisphären *f′* in ihrer ganzen Ausdehnung dargestellt ist.

Trichterregion.

Die Trichterregion des Zwischenhirnes zerfällt in einen hinteren und einen unteren Abschnitt. Der erstere geht aus dem Boden des Mittelhirnes hervor und steigt an der vorderen Seite des mittleren Schädelbalkens bei jungen Embryonen (Fig. 150) ganz steil herab bis

zum Infundibulum und zur Gegend des Sattels. Hier biegt die Trichterregion wie unter rechtem Winkel um, zeigt bald darauf seitlich eine Öffnung, den Anfang des *Nervus opticus*, und endet vor dieser Stelle

Lamina terminalis.

blind, durch die *Lamina terminalis* geschlossen, welche, in Fig. 150 unter dem Buchstaben *f'* gelegen, als das Ende der Schlussplatte der Hemisphären angesehen werden kann. Anlangend die Beschaffenheit der Wandungen der Trichterregion, so ist der Boden derselben nur hinten vor der Spitze des mittleren Schädelbalkens dick, welche Gegend noch an der Bildung der Hirnstiele sich beteiligt, weiter vorn dagegen ist die Trichterregion unten nur durch eine dünne Lamelle geschlossen, die die

Grundplatte der Trichterregion.

Grundplatte heißen kann und in früherer Zeit, ohne weitere Differenzierungen zu zeigen, in die *Lamina terminalis* übergeht. Bald jedoch entwickelt sich in ihr in der Gegend zwischen beiden Sehnerven (Sehnervenplatte, MIHALKOVICS) das Chiasma und ein Teil des *Tractus opticus*, ferner am Infundibulum eine stärkere Hervorwölbung, das *Tuber cinereum*, und hinter diesem eine unpaare Wucherung, die Anlage der *Corpora mamillaria* (Fig 154, 2), während zugleich die dicke Hirnstielanlage seitlich etwas mehr hervortritt und paarig wird, von welchem Zeitpunkte an der Boden der Trichterregion nicht mehr weit von den bleibenden Verhältnissen verschieden ist.

Chiasma.

Tuber cinereum.

Corpora mamillaria.

Die untere Trichterregion ist das eigentliche Ende des primitiven Gehirnes oder des ursprünglichen Vorderhirnes, und betrachte ich an ihr als den vordersten Teil nicht die Gegend des Trichters, sondern die der Sehnervenursprünge samt der vor diesen gelegenen *Lamina terminalis*, weil am primitiven Gehirn die hohlen Sehnerven oder die Abgangstellen der primitiven Augenblasen die allervordersten Teile einnehmen.

Es erübrigt nun noch, von dem Hirnanhange und der Zirbel im einzelnen zu handeln.

Hypophysis cerebri.

Der Hirnanhang, *Hypophysis cerebri*, ist ein Gebilde, das nur in seinem hinteren, kleineren Lappen dem zentralen Nervensysteme angehört, während der größere vordere Abschnitt desselben von der primitiven Mundhöhle aus sich entwickelt, und zwar (GÖTTE, MIHALKOVICS) von dem Teile her, der ursprünglich vor der Rachenhaut liegt und die primitive, vom äußeren Keimblatte ausgekleidete Mundbucht darstellt (s. S. 200, Fig. 133). Von diesem Keimblatte oder dem Ektoderm aus bildet sich sehr früh eine durch die primitive häutige Schädelbasis dringende, von HIS und mir auch beim menschlichen Embryo beobachtete

Hypophysentasche.

Aussackung, die Hypophysentasche oder das Hypophysensäckchen, welche später im Zusammenhange mit der Entwickelung der knorpeligen Schädelbasis von der oberen Schlundwand sich abschnürt und in die Schädelhöhle zu liegen kommt, wo sie dann weiter in ein

zusammengesetztes drüsenartiges Organ, den größeren Lappen des Hirnanhanges, sich umbildet. Umgekehrt entwickelt sich der hintere Lappen der *Glandula pituitaria* aus einem hohlen Fortsatze der Trichterregion des Zwischenhirnes, welcher primitive Trichter (*Processus infundibuli*) später an seinem unteren Ende solid wird und zu indifferentem Gewebe sich gestaltet und nur im bleibenden Infundibulum hohl und nervös sich erhält.

Hinterer kleiner Lappen der Hypophysis.

Processus infundibuli.

Anmerkung. Die abgeschnürte Hypophysentasche treibt in weiterer Entwickelung aus ihrer vorderen Wand hohle Sprossen, welche bald sich verästeln, während zugleich das umliegende Gewebe reich an Gefäßen wird und alle Lücken zwischen den Sprossen von solchen eingenommen werden. Während nun diese Sprossen sich fortwährend vermehren, werden zugleich auch ihre Enden durch die wuchernde Gefäßlage abgeschnürt, was jedoch ihrem Wachstume kein Ziel setzt; vielmehr geht, solange die Hypophysis noch nicht fertig ist, diese Sprossenbildung und die Abschnürung der Sprossen ununterbrochen fort, wobei jedoch das Beachtung verdient, einmal, dass Reste des ursprünglichen Hohlraumes sehr lange, vielleicht zeitlebens sich erhalten, und zweitens, dass die anfänglich als hohle Sprossen auftretenden und als solche wuchernden und sich verästelnden Gebilde später an ihren Enden solid werden und auch in diesem Zustande weiter wachsen. DOHRN betrachtet die Hypophysis als den letzten Rest einer vor dem Munde gelegenen Kiemenspalte, und da die Hypophysis auch mit dem Geruchsorgane eine Verbindung eingeht (Amphibien, GÖTTE, Petromyzon, GÖTTE, DOHRN), so lassen sich auch die Geruchsorgane mit Kiemenspalten homologisieren, wie dies MILNES MARSHALL aus andern Gründen gethan hat. — P. ALBRECHT hat sich neulich veranlasst gefunden, das hier über die Bildung der Hypophysis Vorgetragene zu bestreiten, ohne auch nur eine Beobachtung über die Entwickelung derselben gemacht zu haben, ein Verfahren, das sich selbst richtet.

Zirbel.

Die Zirbel (*Conarium*, *Glandula pinealis*) ist in ihrer primitiven Form einfach eine Ausstülpung der Decke des Zwischenhirnes. Später treibt beim Hühnchen dieser Blindsack hohle Sprossen, die sich abschnüren, während zugleich reichliche Gefäße sich um dieselben entwickeln, bis am Ende sozusagen die ganze Ausbuchtung in blasenförmige, von epithelähnlichen Zellen ausgekleidete Gebilde sich umgewandelt hat. Bei Säugetieren sind die Vorgänge dieselben, nur verlieren die abgeschnürten Teile später ihre Höhlungen. Diesem zufolge sind die Drüsenblasen der Zirbel der Vögel und die Zellennester der Säugetiere auf die Medullarplatte zurückzuführen und in demselben Sinne epitheliale Organe wie das Epithel der Adergeflechte.

Mittelhirn oder Vierhügel.

Das Mittelhirn erleidet keine so bedeutenden Veränderungen wie die bisher beschriebenen Hirnteile. Ursprünglich ein großer, ganz frei gelegener Hirnteil (Fig. 149, 152), wird derselbe, wie schon früher angegeben, allmählich vom großen Hirn bedeckt, während er zugleich

im-Wachstume weniger fortschreitet und nach und nach zu einem untergeordneten Gebilde zurücksinkt (Fig. 153). Zugleich verengert sich auch die Höhle der Blase, vor allem durch Wucherung ihrer anfangs dünnen oberen Wand, während die untere, der Spitze des mittleren Schädelbalkens anliegende Wand schon früh sehr dick erscheint (Fig. 155), so dass am Ende nur noch der *Aquaeductus Sylvii* als Rest derselben übrig bleibt.

Die Vierhügel sind schon im fünften Monate mit zwei Furchen versehen (Fig. 159), doch ist die Längsfurche nur zwischen dem vorderen Hügelpaare da und die schief gelagerte Querfurche erreicht die obere Mittellinie nicht. Im sechsten Monate rücken diese Furchen weiter, erreichen jedoch erst im siebenten Monate ihre volle Ausbildung. Die Form anlangend, so ist in diesen Zeiten der steile und hohe Absturz der hinteren Hügel gegen die *Crura cerebelli superiora* auffallend. Sehr bemerkenswert ist auch die frühe starke Entwickelung der *Corpora geniculata*.

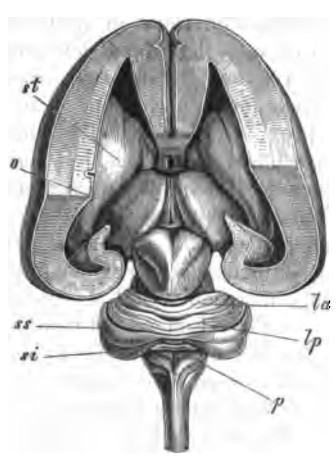


Fig. 159.

Hinterhirn.

Das primitive Hinterhirn gestaltet sich zum *Pons*, zum *Cerebellum* und zur *Medulla oblongata*, welche im Zusammenhang besprochen werden sollen.

Cerebellum.

Das *Cerebellum* entwickelt sich als eine Verdickung der Decke der vordersten Teile des Hinterhirnes, welche bald die Gestalt einer querstehenden Platte und in der Seitenansicht die einer Umknickung des Hinterhirnes annimmt (Fig. 160), während Längsschnitte und Frontalschnitte (Fig. 150, 161) darthun, dass das Organ zwar keine Spur einer Höhlung besitzt, wohl aber an der vorderen Seite in eigentümlicher Weise eingebogen ist.

Nach vorn steht das kleine Hirn durch eine dünne Lamelle mit dem Mittelhirn in Verbindung, welche, vor der Anlage des Tentorium gelegen, als Fortsetzung des tiefsten vordersten Teiles des Organes erscheint und nichts anderes ist als die Anlage des *Velum medullare superius*. An der

Fig. 159. Gehirn eines menschlichen Embryo von 5 Monaten mit bloßgelegten Ganglien nach Wegnahme des Balkens, *Fornix* und *Plexus lateralis* samt *Tela chorioidea sup.* und Zirbel. *st Corpus striatum; o Thalamus opticus; la Lobus lunatus anterior mihi; lp Lob. lunatus posterior mihi; ss Semilunaris superior; si Semilunaris inferior; p Pyramis.* Natürliche Größe.

Ventralseite geht dasselbe unmerklich in die Gegend der dritten Hirnblase über, die später zum *Pons Varoli* sich gestaltet, und zwar in einer Weise, dass es in seitlichen Ansichten den Anschein hat, als ob der nach vorn umgebogene Teil des sogenannten Nachhirnes hakenförmig unmittelbar in das Cerebellum sich umböge (Fig. 160).

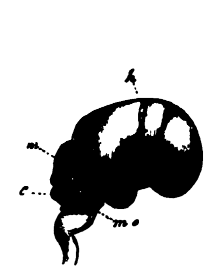


Fig. 160.

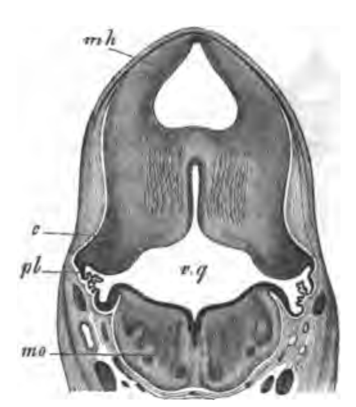


Fig. 161.

Die eigentümlichsten Verhältnisse zeigt das kleine Gehirn nach hinten, indem es hier an die umgestaltete Decke des vierten Ventrikels oder des Hinterhirnes im engeren Sinne angrenzt, die ich *Membrana obturatoria ventriculi quarti* genannt habe. Ursprünglich besitzt das Hinterhirn eine dorsale Wand, welche, obschon viel dünner als die Seitenwände und auch als die vordere Wand, doch aus mehreren Zellenschichten besteht. Sehr bald verdünnt sich jedoch diese Wand in der auffälligsten Weise an gewissen Stellen (Fig. 150), während sie an andern dicker sich erhält, und zugleich erleidet dieselbe auch besondere Faltungen, indem von außen her die sich entwickelnde *Pia mater* die Medullarplatte vor sich her gegen die Höhle zu drängt, welche Adergeflechtsfalten dann später zu den Adergeflechten des vierten Ventrikels sich gestalten, während ihr Überzug von der Medullarplatte zum Ependyma wird. Frühere Stadien dieser Umgestaltung geben Fig. 150

Membrana obturatoria ventriculi IV.

Adergeflechtsfalten.

Fig. 160. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Größe. *h* Hemisphäre des großen Hirnes, an der schon alle Lappen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist; *m* Mittelhirn; *c Cerebellum; mo* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Fig. 161. Frontalschnitt durch das Gehirn eines Kaninchens von 16 Tagen in der Gegend des vierten Ventrikels. Vergr. 10mal. *mo Medulla oblongata; vq Ventriculus quartus; c Cerebellum; pl Plexus chorioideus ventriculi IV; mh* Mittelhirn mit großer Höhle.

im Längsschnitte und Fig. 161 im Querschnitte, spätere Fig. 162, welche den vorderen Teil der *Membrana obturatoria* wie aus zwei Windungen gebildet erscheinen lässt, die man den *Gyrus chorioideus anterior* und *posterior* heißen kann, und Fig. 160, welche die Ausgangsstellen der *Membrana obturatoria* am Cerebellum und an der *Medulla oblongata* zeigt.

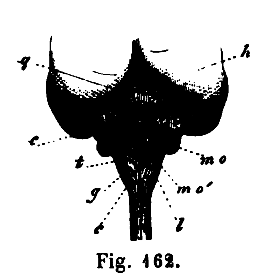


Fig. 162.

In betreff der späteren Umgestaltungen der *Membrana obturatoria* ist so viel sicher, dass aus dem dünnsten mittleren Teile derselben die *Tela chorioidea inferior* und das Adergeflecht des vierten Ventrikels sich entwickelt. Dagegen gehen ihre Randteile überall in Nervenmasse über, und liefern die an das Cerebellum angrenzenden Teile derselben (die vordere Lamelle der Adergeflechtsfalte oder der *Gyrus chorioideus anterior*) die *Vela medullaria inferiora*, die *Pedunculi Flocculorum* und die Flocke, während aus den an die *Medulla oblongata* anstoßenden Teilen der *Obex* am *Calamus scriptorius* und die *Ligula* am Rande des *Sinus rhomboidalis* hervorgeht.

Die vierte Hirnhöhle ist bei Embryonen jederzeit geschlossen, und halte ich nach wie vor dafür, dass dies auch beim Erwachsenen die Regel ist und dass die Öffnung am *Calamus scriptorius* (*Foramen Magendii*), wo sie vorhanden, keine gesetzmäßige Bildung ist, noch weniger die Löcher am *Recessus lateralis*, die Bochdalek zur Aufstellung des Namens »Füllhorn« Veranlassung gaben.

Spätere Entwickelung des Cerebellum des Menschen.

In betreff der späteren Entwickelung des kleinen Gehirnes beim Menschen verweise ich auf meine Entwickelungsgeschichte und bemerke nur folgendes:

Fig. 162. Ansicht des hinteren Teiles des Gehirnes eines vier Monate alten, $4''\ 4^{1}/_{2}'''$ langen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. *h* Hemisphäre des großen Gehirnes; *q* noch einfacher Vierhügel, vor dem das abgeschnittene *Tentorium cerebelli* sichtbar ist; *e* kleines Gehirn, und zwar bezeichnet der Buchstabe die vereinigten *Lobi semilunares*, die am Wurme durch eine einfache Querwindung zusammenhängen, welche die vereinten *Laminae transversales superiores* und *inferiores* darstellt. Die vor dieser Windung liegende Furche ist die einzige, die sonst noch am *Vermis superior* sich findet, und scheidet seitlich in etwas die vereinigten *Semilunares* und den späteren *Quadrangularis*. Hinter der einfachen *Lamina transversalis* liegt die *Pyramis*, die an den Hemisphären den *Lobus inferior* wie einen kleinen Anhang zeigt, und hinter der *Pyramis* erscheint noch ein ganz schwacher Streifen der Uvula; *mo Membrana obturatoria ventriculi IV* wie einen zweibäuchigen Lappen (*Gyrus chorioideus anterior et posterior*) darstellend. Die quere Furche zwischen diesen Lappen bezeichnet die Stelle, durch welche die *Pia mater* eindringt und in den *Plexus chorioideus IV* übergeht; *mo'* mittlerer brückenartiger Teil der Deckmembran; *t* hinterer Teil derselben, der zur *Ligula Sinus rhomboidei* wird; *g Fasciculus gracilis; c Fasc. cuneatus; l Fasc. lateralis.*

Bei Neugeborenen misst das kleine Gehirn 4,7—5,0 cm in der Breite und weicht in seinen Formverhältnissen nicht wesentlich von denen des Erwachsenen ab. Auch die Zahl der Windungen ist annähernd die gleiche, und nimmt die Bildung derselben in den letzten Fötalmonaten einen raschen Fortgang, indem noch im siebenten Monate die Windungen der Zahl nach nur etwa ein Dritteil von dem zeigen, was die des Neugeborenen betragen.

Meine Beobachtungen über die Entwickelung der Windungen lassen sich, wie folgt, zusammenfassen (Fig. 155, 160, 161, 162, 163):

1) Die Windungen und Furchen entstehen zuerst am *Vermis* und schreiten von hier aus auf die Hemisphären fort.

2) Die Windungen der oberen Seite des *Cerebellum* gehen in der Entwickelung denen der unteren Seite voran.

3) Nach der Zahl der zuerst auftretenden Furchen und Windungen lassen sich am *Cerebellum* folgende primitive Teile oder Hauptlappen unterscheiden:

A. Am Wurme:

1) Oberwurm. 2) *Laminae transversales.* 3) *Pyramis* (*p*). 4) *Uvula* (*u*). 5) *Nodulus* (*n*).

B. An den Hemisphären:

1) *Lobus quadrangularis.* 2) *Lobus posterior* (*ss*, *si*) Henle, (*Semilunaris superior et inferior cum gracili*). 3) *Lobus inferior* (*i*). 4) Tonsille (*t*). 5) Flocke samt den *Vela medullaria posteriora* (*f*).

Als sekundäre Lappen ergeben sich:

A. An den Hemisphären:

1) Der vordere Abschnitt des *Lobus quadrangularis*, den ich *Lobus lunatus anterior* heißen will (Fig. 159, *la*).

2) Der hintere Abschnitt desselben, *Lobus lunatus posterior* (Fig. 159, *lp*).

3) Der *Lobus semilunaris superior* (*ss*).

4) Der *Lobus semilunaris inferior* (*si*).

B. Am Wurme:

1) Die *Lingua*.

2) Der *Lobulus centralis*.

3) Die Verbindung des *Lunatus anterior* (*Monticulus*).

4) Die Verbindung des *Lunatus posterior* (*Declive*).

5) Die *Lamina transversalis superior* (*Folium cacuminis*, Wipfelblatt).

6) Die *Laminae transversales inferiores* (*Tuber valvulae*, Klappenwulst).

Medulla oblongata.

Von der *Medulla oblongata* oder dem Nachhirn ist eine der bemerkenswertesten Erscheinungen ihre bedeutende Größe in früheren

Zeiten, die schon bei zweimonatlichen Embryonen auftritt (Fig. 149) und später noch auffallender wird, und zwar ist es nicht nur die Breite, sondern auch die Dicke, durch welche dieser Hirnteil sich auszeichnet.

In betreff der einzelnen Teile der *Medulla oblongata* bemerke ich folgendes.

Pons. Die Brücke tritt im dritten Monate als ganz schmale und dünne Querfaserung am vordersten Teile der *Medulla oblongata* auf, wird jedoch

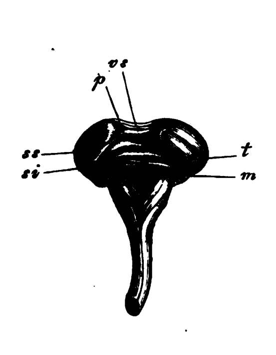


Fig. 163.

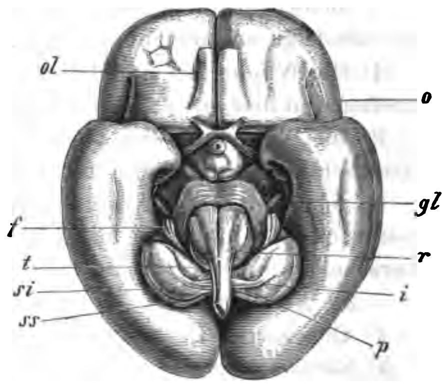


Fig. 164.

schon in diesem Monate und zwar gleichzeitig mit der Entwickelung der Lappen des *Cerebellum* deutlicher und größer und maß bei einem Embryo, dessen *Cerebrum* 27 mm lang war, 4 mm in der Länge und sprang um 1,7 mm über das Niveau der *Medulla oblongata* vor. Von da an wächst dieser Hirnteil rasch und nimmt bald seine typische Gestalt an, nur dass das *Crus cerebelli ad pontem* natürlich anfangs mehr bloß liegt als später. Charakteristisch für das fötale Gehirn ist auch der Übergang eines Teiles des *Fasciculus lateralis* des *Corpus restiforme* auf und in die seitlichen Teile der Brücke medianwärts von der Flocke, und hat es oft den Anschein, als ob die betreffenden longitudinalen Fasern medianwärts in die Brückenfaserung sich umbögen. Dieses Bündel, das ich *Fasciculus connectens* heiße, kommt nach meiner Erfahrung auch sehr

Fig. 163. Gehirn und *Medulla oblongata* eines Embryo von fünf Monaten. Breite des *Cerebellum* 28 mm. *ss Semilunaris superior; si Semilunaris inferior*, beide durch eine einfache Querwindung *(Lam. transversales)* verbunden; *vs* hinterster Teil des *Vermis superior; p Pyramis*, seitlich in den wenig entwickelten *Lobus inferior* auslaufend; *t* erste Andeutung der Tonsillen mit der *Uvula* in der Mitte; *m Velum medullare inferior* mit dem Nodulus in der Mitte.

Fig. 164. Gehirn eines menschlichen Embryo des sechsten Monates in natürlicher Größe. *ol Olfactorius; o* Klappdeckel; *gl Corpus geniculatum laterale; f Flocculus; t Tonsillae* mit der *Uvula* zwischen denselben; *i Lobus inferior; p Pyramis; si Semilunaris inferior; ss Semilunaris superior; r Corpus restiforme.*

häufig bei Erwachsenen vor und hängt zum Teil mit den *Striae medullares*, zum Teil mit dem *Corpus restiforme* zusammen (s. HENLE, Anatomie, III, 180).

Olivae.

Von den Strängen des verlängerten Markes treten die Oliven im dritten Monate auf und früher, als die Pyramiden deutlich werden. Anfangs dicht neben einer seichten Medianfurche gelegen, werden dieselben im sechsten Monate durch die zwischen denselben erscheinenden Pyramiden nach und nach zur Seite gedrängt und nehmen bald zusammen mit den letztgenannten Strängen ihre typische Stellung und Form an. An den Pyramiden liegt die Kreuzung ganz oberflächlich, und Pyramiden und Oliven sind von äußerst deutlichen oberflächlichen Querfasern bedeckt, die auch im Grunde der tiefer werdenden vorderen Furche erscheinen und oft hinten unmittelbar vor der Dekussationsstelle wie einen queren Absatz bilden. Diese Querfasern sind oft an den vordersten Teilen der Pyramiden (*Propons*, *Ponticulus*, ARNOLD) und am hinteren Teile der Oliven (*Fibrae arcuatae posteriores*) stärker entwickelt.

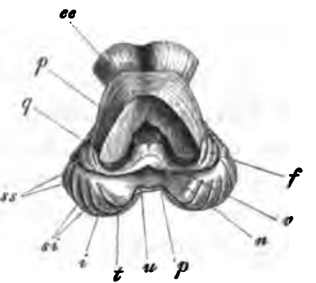


Fig. 165.

Pyramides.

Corpus restiforme.

Das *Corpus restiforme* anlangend, so entwickeln sich dessen Stränge ebenfalls im vierten Monate. Am *Fasciculus gracilis* ist von Anfang an die starke Entwickelung der *Clava* auffallend, die im fünften Monate häufig ganz quer steht und fast unter rechtem Winkel in den zarten Strang sich umbiegt, der lange durch eine auffallende Zartheit (geringe Breite) sich auszeichnet. Der Keilstrang verdient beim Fötus ganz eigentlich diesen Namen und beginnt spitz und, ohne weiter an der *Medulla oblongata* herunterzulaufen, in der Höhe des hinteren Endes der Olive neben dem obersten Teile des zarten Stranges *sensu strictiori*, wird dann aber im weiteren Verlaufe gegen das *Cerebellum* und den *Pons* zu ebenso breit und noch breiter als der *Fasciculus lateralis*. Erst im sechsten Monate verliert dieser Strang sein hinteres spitzes Ende und zieht sich neben dem *Gracilis* weiter herab. Von diesem Augenblicke an wird erst der *Fasciculus lateralis* deutlich, über dessen morphologische Entwickelung nichts weiter zu sagen ist.

Fig. 165. Untere Fläche des kleinen Gehirnes eines menschlichen Embryo gegen das Ende des sechsten Monates nach Wegnahme der *Medulla oblongata* und eines Teiles des *Pons p* zur Demonstration des *Nodulus n*, der *Vela medullaria inferiora v* und der Flocken *f. u Uvula; t Tonsille; p Pyramis; i Lobus inferior; si Semilunaris inferior; ss Semilunaris superior*, beide mit je zwei Windungen; *q Quadrangularis; cc Crus cerebri.*

§ 29.

Letzte Ausbildung des Cerebrum, Fornix, Corpus callosum. Windungen, Histologie, Hirnhäute.

Die Hemisphären des großen Hirnes stehen beim Menschen und den Säugetieren während einer langen Zeit in keiner andern Verbindung untereinander als vorn im Grunde der großen Hirnspalte durch die schon früher beschriebene Schlussplatte oder Vereinigungsplatte (Fig. 156 *v*), welche die unmittelbare Fortsetzung der Deckplatte des dritten Ventrikels ist, jedoch von dem Augenblicke an als eine besondere Bildung erscheint, wo die genannte Deckplatte zum Epithel der *Tela chorioidea superior* sich ausbildet. Am oberen Ende dieser Schlussplatte dicht hinter dem *Foramen Monroi* beginnt auch die Einsenkung der *Pia* in die Höhle der Hemisphären, welche den *Plexus chorioideus lateralis* erzeugt. Denkt man sich nun diesen mit dem ihn überziehenden Epithel (einem Abkömmlinge der früher hier befindlichen Hemisphärenwand) weggenommen, so erhält jede Hemisphäre eine große quere Spalte, die sogenannte Querspalte des Hirnes, und wenn dann auch die *Tela chorioidea superior* und die Fortsetzung ihrer bindegewebigen Lage in die des *Plexus lateralis* entfernt wird, so steht der dritte Ventrikel nicht nur am *Foramen Monroi*, sondern längs der ganzen oberen Fläche des Sehhügels mit dem Seitenventrikel in Verbindung (Fig. 166). Diese Spalte, die allerdings benannt zu werden verdient, da in dieser Gegend im ausgebildeten Gehirne keine Nervenmasse sich vorfindet, wird im embryonalen Hirne vorn begrenzt durch die Schlussplatte der Hemisphären

Querspalte des Cerebrum.

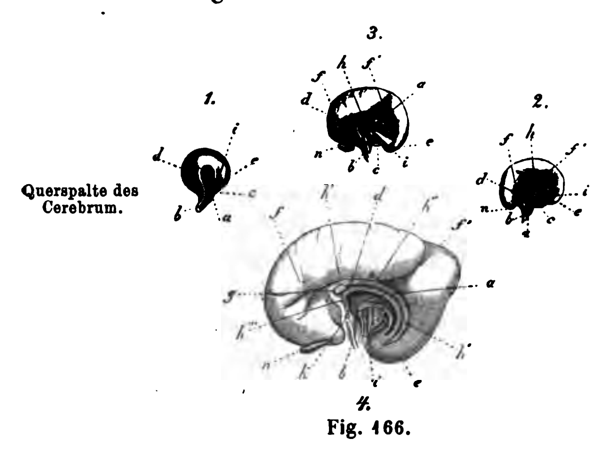


Fig. 166.

Fig. 166. Vier halbschematische Ansichten der medialen Fläche der Hemisphäre zur Darstellung der Entwickelung derselben nach Fr. Schmidt. 1. Von der 6. Woche; 2. von der 8. Woche; 3. von der 10. Woche; 4. von der 16. Woche. *a Fissura transversa cerebri; b Lamina terminalis; c* Schnittfläche zwischen Seh- und Streifenhügel; *d* oberes Ende der Schlussplatte der Hemisphären; *e Lobus inferior; i Stria cornea; n Bulbus olfactorius; ff'* Längsfurche (Schmidt), deren hinterer Teil *f'* der *Sulcus parieto-occipitalis* ist; *h* Randbogen; *h'* äußerer Randbogen; *h'' h'''* innerer Randbogen (*Fornix* und *Septum pellucidum*); *g* Balken; *k Commissura anterior*.

(Fig. 166 *db*), unten vom Sehhügel und oben durch den unmittelber über dem *Plexus chorioideus lateralis* gelegenen Teil der Hemisphäreninnenwand, der durch eine Furche (Bogenfurche, ARNOLD, *Fissura hippocampi*, HUXLEY, Ammonsfurche, MIHALKOVICS) von den oberen Teilen dieser Wand geschieden ist und den sogenannten Randbogen von SCHMIDT (Fig. 166 *h' h''*) darstellt.

Randbogen.

Eine besondere Beachtung verdient unter diesen Teilen der Randbogen. Derselbe stellt wie eine zarte bogenförmige Windung dar und verläuft anfänglich wie der hintere Teil der Querfurche fast ganz gerade nach hinten, krümmt sich dann aber mit der Entwickelung des Unterlappens bogenförmig nach unten und zerfällt zugleich durch eine nach und nach von vorn nach hinten in ihm sich entwickelnde Längsfurche in zwei Bogen, einen unteren (*h''*), die Querspalte begrenzenden, und einen oberen (*h'*), von denen der erstere oder der untere Randbogen in die Schlussplatte der Hemisphären sich fortsetzt.

Fornix, Corpus callosum, Septum pellucidum.

Die im Vorigen besprochenen Teile nun, die Schlussplatte und der Randbogen, stehen in genauester Beziehung zur Bildung des *Fornix* und hängen auch mit der Entwickelung des Balkens und des *Septum pellucidum* zusammen. Aus der Schlussplatte nämlich entsteht, indem dieselbe nach vorn zu sich verdickt und senkrecht aufsteigende Fasern entwickelt, die von beiden Seiten her sich aneinander legen, der vordere und mittlere Teil des Gewölbes, während aus dem unteren Randbogen die *Crura posteriora fornicis* am Ammonshorn sich entwickeln. Der Balken und das *Septum pellucidum* entstehen dadurch, dass vor der Schlussplatte und vor dem MONROischen Loche die medianen Wandungen der beiden Hemisphären in einer gewissen Ausdehnung verwachsen. Quere, aus beiden Hemisphären hervortretende Fasermassen vereinen sich zum Balken, während unterhalb desselben die Verwachsung nur in einer schmalen Zone eintritt, die vom vorderen Ende des Balkens bis zur *Lamina terminalis* oder dem Ende der Schlussplatte reicht. Das zwischen dieser Linie, die als dem *Rostrum* des späteren Balkens entsprechend schon jetzt so heißen kann, dem Balken und der Schlussplatte der Hemisphären gelegene dreieckige Feld ist das *Septum pellucidum*, welches beim Menschen für gewöhnlich nicht mit dem der andern Seite verwächst und somit eine Spalte einschließt, den sogenannten *Ventriculus septi*, der dem Gesagten zufolge nichts als ein abgesackter Teil der früheren medialen Wand der Hemisphäre ist.

Indem der Balken, an dem sehr bald Knie und Wulst unterscheidbar werden, rückwärts sich ausdehnt, schiebt er sich gewissermaßen immer mehr in den Randbogen ein, welchem Vorgange die Bildung der von SCHMIDT gesehenen Furche vorangeht, die bald, wie der Randbogen

selbst, bis zur Spitze des Unterlappens (zum *Uncus*) sich erstreckt. Aus dem unteren Teile des Randbogens wird, wie wir schon wissen, der hintere Teil des *Fornix* von den Säulchen an, und erübrigt nur noch, die Schicksale des oberen Randbogens zu erwähnen. Derselbe kommt, sobald der Balken vorgetreten ist, an die obere Seite desselben zu liegen und wandelt sich später in die *Stria alba Lancisi* und die *Stria obtecta* des Balkens und in die *Fascia dentata* des Ammonshornes um, welche letztere beim Menschen schon im fünften Monate deutlich wird.

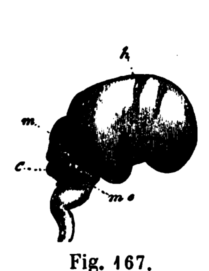


Fig. 167.



Fig. 168.

Commissura anterior et mollis.

Die *Commissura anterior* entsteht wahrscheinlich ebenso wie die *Commissura mollis* durch eine Verwachsung von Fasern beider Hemisphären.

Lappen des Cerebrum.

Die Entwickelung der Oberfläche des großen Gehirnes anlangend, so stelle ich die Bemerkung voran, dass dasselbe beim Menschen gar keine gut geschiedenen Lappen enthält, mit Ausnahme der *Lobi olfactorii*. Es ist mithin einfach Konvenienzsache, welche von den mehr oder weniger getrennten Teilen man als Lappen bezeichnen will.

Lobus olfactorius.

Die *Lobi olfactorii* entstehen durch Auswachsen der unteren Wand der Hemisphären und enthalten auch anfänglich jeder eine Höhle, welche eine Abzweigung des *Cornu anterius Ventriculi lateralis* ist. Später schwindet die Höhle, und wird beim Menschen der ganze Lappen zu dem unscheinbaren *Tractus* und *Bulbus olfactorius* samt den Wurzeln des letzteren,

Fig. 167. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite in natürlicher Größe. *h* Hemisphäre des großen Hirnes, an der schon alle Lappen, zwei primitive Furchen und breit und kurz auch die *Fossa Sylvii* deutlich ist; *m* Mittelhirn; *c Cerebellum; mo* Rest der *Membrana obturatoria ventriculi IV*, die als bogenförmige Leiste vom kleinen Hirn auf die *Medulla oblongata* übergeht.

Fig. 168. Gehirn eines sechsmonatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. *ol Bulbus olfactorius; fs Fossa Sylvii; c Cerebellum; p Pons Varoli; f Flocculus; o Oliva.*

während bei vielen Säugern der Riechlappen als ein mächtiges Gebilde sich erhält (man vergl. die von mir gegebenen Abbildungen in der Züricher Festschrift, Taf. III u. IV).

Windungen.

Die Hirnwindungen anlangend, so lassen sich am embryonalen Gehirn zweierlei Windungen unterscheiden, erstens primitive, solche, die Faltungen der dünnen Wandungen der Hemisphären ihren Ursprung verdanken; und zweitens sekundäre, die einfach durch Wucherungen der Oberflächen der Hemisphären entstehen. Dem entsprechend kann man auch die Furchen als primitive und sekundäre oder, wie His vorschlägt, als »Total- und Rindenfurchen« bezeichnen.

Primitive Furchen und Windungen.

Die primitiven Furchen und Windungen (Fig. 353 m. Entw.) entwickeln sich im dritten Monate, jedoch in verschiedener Mächtigkeit in verschiedenen Gehirnen, erreichen im vierten Monate ihre größte Entwickelung und verschwinden im fünften Monate wieder, mit Ausnahme gewisser Züge, die noch besonders werden erwähnt werden, so dass im sechsten Monate die äußere Hirnoberfläche wieder vollständig glatt ist. Alle diese Windungen beruhen auf Faltenbildungen der Hemisphärenblase, und entspricht jeder äußeren Furche eine innere Windung und umgekehrt, und was ihre Entstehung anlangt, so beruhen dieselben offenbar darauf, dass in einer gewissen Zeit die Hemisphären stärker in die Fläche wachsen als die Schädelkapsel. Eine besondere Stellung unter den primitiven Furchen und Windungen nehmen diejenigen ein, welche sich erhalten, die ich die *Gyri et Sulci primitivi permanentes* heiße. Zu denselben gehören:

Gyri et Sulci primitivi permanentes.

a) die Bogenfurche oder Ammonsfurche (*Sulcus hippocampi*, Fig. 166 zwischen *h'*, *h'* und h'' *h''*), welche im Hirne des dreimonatlichen Fötus von der Gegend des oben entstehenden Balkens zur Spitze des Unterlappens reicht und inwendig die Wölbung des Ammonshornes bedingt;

Fissura parieto-occipitalis.

b) der *Sulcus parieto-occipitalis* oder die senkreche Hinterhauptsfurche (Fig. 166 *f'*);

Sulcus calcarinus.

c) der *Sulcus calcarinus*, der die Wölbung der Vogelsklaue im Hinterhirn erzeugt.

Fissura Sylvii.

d) In gewisser Hinsicht lässt sich auch die Sylvische Furche zu den bleibenden primitiven Furchen zählen, doch entspricht derselben innen, wie wir schon sahen, keine einfache Falte, sondern eine Wucherung (Fig. 168 *fs*).

Seitliche Adergeflechtsfurche.

e) Zu diesen Windungen kann man auch mit MIHALKOVICS die seitliche Adergeflechtsfalte zählen, deren Epithel, wie wir sahen, aus einem Teile der medialen Hemisphärenwand hervorgeht, und zeigt

diese Einstülpung deutlich, welchen Einfluss Wucherungen der Hirnhäute auf die Bildung primitiver Falten haben können.

Sekundäre Windungen.

Die sekundären Windungen oder die Wülste der Oberfläche des Gehirnes oder die Rindenwülste samt den entsprechenden *Sulci* treten nicht vor Ende des fünften oder dem sechsten Monate auf und beruhen auf partiellen Vorwölbungen der oberflächlichen Hemisphärenlagen, an denen graue und weiße Substanz gleichmäßig sich beteiligt. Die genaueren Vorgänge bei diesen Oberflächenwölbungen sind unbekannt, jedoch ist es am wahrscheinlichsten, dass dieselben nicht von äußeren Momenten abhängen, sondern besonderen Eigentümlichkeiten der inneren Entwickelung und des Wachstums des Organes ihren Ursprung verdanken.

Die Lehre von der Entwickelung der sekundären Hirnwindungen im einzelnen zu behandeln, liegt nicht im Plane dieses Werkes, und verweise ich für Weiteres auf die monographischen Arbeiten über diesen Gegenstand von Reichert, Bischoff, Pansch, Milhalkovics, A. Ecker und auch auf meine Entwickelungsgeschichte 2. Aufl.

Hirn des Neugeborenen.

Bei Neugeborenen ist das Cerebrum, was seine Windungen anlangt, soviel ich finde, so ausgebildet, dass es auch bei sorgfältiger Vergleichung schwer hält zu sagen, ob dasselbe hinter dem des Erwachsenen zurücksteht oder nicht, vor allem, wenn man erwägt, wie viele Schwankungen bei diesem sich finden. Auf jeden Fall aber genügt die geringe Zahl der vorliegenden Beobachtungen und genauen Abbildungen noch nicht, um ganz bestimmte Schlüsse zu erlauben, und gebe ich es daher nur als den Ausdruck meiner bisherigen Erfahrungen, wenn ich sage, dass beim Neugeborenen alle Hauptwindungen und auch viele Nebenwindungen angelegt sind, und dass auf jeden Fall bei Erwachsenen Gehirne vorkommen, die nicht reicher an Windungen sind.

Histologische Entwickelung des Gehirnes.

Über die histologische Entwickelung des Gehirnes bemerke ich folgendes:

Die Medullarplatte der Hirnblasen besteht anfänglich aus mehreren Lagen gleichmäßig verlängerter Zellen, welche bald, wie die des Markes, entschieden zu Spindelzellen sich gestalten, während zugleich die Medullarplatte sich verdickt und nun mehr einem geschichteten Epithel ähnlich wird. Dann beginnt — beim Kaninchen am 11. Tage — zuerst an der vorderen Seite des Hinterhirnes die Bildung der weißen Substanz in Gestalt einer Auflagerung von feinsten kernlosen Fasern auf die äußere Oberfläche der Medullarplatte, und zugleich sondert sich dieselbe in zwei Lagen, eine innere, dem vierten Ventrikel zugewendete, die ihren ursprünglichen epithelialen Charakter beibehält, und eine äußere mit mehr rundlichen Elementen, in der die ersten Anlagen der grauen Substanz nicht zu verkennen sind. Gleichzeitig mit dem Hinterhirn oder auf

jeden Fall nur wenig später entwickelt auch die Gegend der späteren Hirnstiele oberflächlich weiße Substanz, von wo aus dieselbe rasch auf das Zwischenhirn übergeht und hier auch in das Innere eindringt. Bei Kaninchen von 16 Tagen ist schon eine mächtige Hirnstielfaserung vorhanden, welche dann von hier aus nach und nach in die Streifenhügel hineinwächst und am 18.—20. Tage auch in die Seitenwand der Hemisphären sich verlängert und das Dach derselben erreicht. Scheinbar in der Fortsetzung dieser Fasern tritt dann beim Kaninchen nach dem 20. Tage auch die Balkenfaserung auf, die bis zum 23. Tage sich gut ausbildet, mit welcher Bemerkung ich jedoch nicht gemeint bin zu behaupten, dass diese Faserung keine selbständige sei.

Gleichzeitig mit dem Hineinwachsen der Fasern des Hirnschenkelfußes in den Thalamus und das *Corpus striatum* tritt dann aber auch die Faserung des Tegmentum auf, die ebenfalls zuerst am Hinterhirn deutlich wird und von hier nach oben sich fortbildet, und auch gewisse Nervenwurzeln zeigen sich sehr früh im Innern des Hirnes, unter denen ich vor allen die Fasern des *Tractus opticus* und den *Facialis* erwähne, dessen Wurzel in ihrem queren Verlaufe durch die *Medulla oblongata* und mit ihrer rechtwinkeligen Umbeugung am Boden der Rautengrube beim Kaninchen schon am 16. Tage ganz ausgebildet sich vorfindet.

Die Entwickelung der grauen Substanz zeigt sich am frühesten an der vorderen Seite des Hinterhirnes, woselbst an den Ursprüngen des *Trigeminus* und *Vagus* schon bald große Kerne runder Zellen, zum Teil in ganz anderer Lage als später, nachzuweisen sind. Von hier aus geht die Bildung der grauen Substanz auf die Basis des Mittelhirnes über, dann auf den Thalamus und das *Corpus striatum* und erreicht zuletzt die seitlichen und oberen Teile aller Hirnblasen, wo sie bekanntlich an gewissen Orten (Decke des *Ventriculus IV, III*, Querspalte der Hemisphären) selbst ganz ausbleibt. An den seitlichen und oberen Wänden der Hemisphären des großen Hirnes ist das erste eine Sonderung in zwei Lagen, eine oberflächlichere dünnere von Rundzellen und eine innere dickere von epithelialen Elementen. Dann schiebt sich, während die erste Lage sich verdickt, die Hirnstielfaserung nach und nach zwischen beide Lagen ein, und zuletzt erscheint auch noch eine oberflächliche Lage weißer Substanz auf der grauen Rinde. Am 20. Tage finden sich so beim Kaninchen vier Schichten in der Wand der Hemisphäre: 1) eine äußere weiße Lage, 2) eine graue Schicht, 3) weiße Substanz, Fortsetzung der Hirnstielfaserung, endlich 4) eine innerste epithelartige Schicht, die von allen die größte Dicke besitzt.

Der späteren histologischen Entwickelung des Gehirnes und der ner-

vösen Zentralorgane gedenke ich hier nur insofern, als ich auf die neuen interessanten Angaben von FLECHSIG hinweise, denen zufolge das Auftreten der Markscheiden an den ursprünglich marklos sich anlegenden Nervenfasern ganz bestimmten Gesetzen folgt, in der Art, dass bestimmte zusammengehörige Fasersysteme auch zusammen (wenn auch nicht an allen Stellen gleichzeitig) weiß und markhaltig werden. FLECHSIG vermutet, dass das erste Auftreten der Nervenfasern im zentralen Nervensysteme der Zeit nach und nach der Richtung ihres Hervorwachsens und das Markhaltigwerden derselben sich entsprechen, in der Art, dass Fasergruppen, die zusammen entstehen und in einer bestimmten Richtung wachsen, auch zusammen weiß werden und das Mark in derselben Richtung nach und nach anbilden, eine Annahme, die zwar unbedingt manches für sich hat, aber doch nach verschiedenen Seiten hin noch weiterer Prüfung und Ergänzung bedarf.

Hirnhäute.

Die Hirnhäute, zu deren Besprechung ich am Schlusse noch übergehe, entstehen alle aus dem mittleren Keimblatte, d. h. aus dem Teile des Mesoderms, der die Schädelkapsel selbst erzeugt, und sind anfänglich von derselben nicht geschieden. Noch vor der Entstehung des knorpeligen Primordialschädels jedoch bildet sich die innerste Lage der häutigen Schädelkapsel in eine weiche einfache oder gallertige Bindesubstanz um, in der zahlreiche Gefäße sich entwickeln, und stellt die erste Anlage der Gefäßhaut des Gehirnes dar. Sowie die Verknorpelung eintritt, gesellt sich zu dieser Schicht noch eine äußere, mehr faserige und festere Lage, welche die nicht getrennte Knorpelhaut und harte Hirnhaut darstellt, jedoch von der Anlage der *Pia* anfänglich ebensowenig scharf gesondert erscheint wie die ursprüngliche häutige Schädelkapsel. Erst später und vor allem von der Zeit der Verknöcherung an grenzen sich die beiden Häute immer besser voneinander ab, so dass vom dritten Monate an eine Unterscheidung derselben keine Schwierigkeit mehr macht. Die *Arachnoidea* ist als eine Abzweigung der *Pia* aufzufassen und wird erst in den letzten Monaten des embryonalen Lebens deutlicher.

Hirnhautfortsätze.

Sowie das ursprüngliche einfache Hirnrohr die ersten Umbildungen erleidet und die Hirnblasen und die Hirnkrümmungen auftreten, folgt die innere Oberfläche der Schädelkapsel oder die Anlage der *Pia mater* derselben und entstehen die sogenannten Hirnhautfortsätze, von denen drei, der vordere und hintere Schädelbalken und die Sichel, schon früher beschrieben wurden und zwei andere, die Anlage des *Tentorium* und die hintere Adergeflechtsfalte, wenn auch nicht geschildert, doch durch die Fig. 150 *t*, *pl* versinnlicht wurden. Wie diese primitiven Fortsätze nach und nach in die bleibenden übergehen, kann, ohne tiefer ein-

zugehen, im einzelnen nicht dargelegt werden, und verweise ich in dieser Hinsicht auf meine Entwickelungsgeschichte.

Die genannten Umbildungen machen sich im vierten Monate, und sind am Ende dieses Monates Sichel, *Tentorium* und *Pia* ganz ausgebildet.

Adergeflechte. Aderhäute.

Von den *Plexus chorioidei* und den *Telae chorioideae* war in den früheren Schilderungen schon so oft die Rede, dass ich hier nur noch einmal hervorheben will, dass das Epithel aller dieser Teile auf die embryonale Medullarplatte zurückzuführen ist und mit den entschieden nervösen angrenzenden Teilen, d. h. dem Ependym derselben, unmittelbar zusammenhängt. Diesem zufolge ist beim Embryo keine Hirnhöhle jemals offen oder gespalten, und müsste, wenn solche Öffnungen beim Erwachsenen am vierten Ventrikel wirklich als normale Bildungen vorkämen, wie manche behaupten, dies als eine sekundär auftretende Erscheinung angesehen werden.

Gefäße des Gehirnes.

Mit Hinsicht auf die Gefäße der Hirnsubstanz lässt sich wie beim Rückenmark leicht wahrnehmen, dass dieselben anfangs nicht da sind und von außen hineinwachsen. Mit denselben gelangen wohl auch, wie dies beim Rückenmark nicht zu bezweifeln ist, Bindesubstanzzellen in die Hirnsubstanz, doch lässt sich vom Gehirn nicht wie beim Rückenmark die Behauptung aufstellen, dass alle Zellen der weißen Substanz eingewanderte sind, indem allem Anscheine nach bei der Entwickelung der Markmasse der Hemisphären ein guter Teil der Zellen der primitiven Hemisphärenwand zwischen die einwachsenden Hirnstielfasern zu liegen kommt.

Anmerkung. Schöne Darstellungen des Gehirnes menschlicher Embryonen des ersten Monates finden sich bei His, aus denen sich ergibt, dass die ersten Stadien der Hirnentwickelung beim Menschen und bei Säugern gleich sind. Eine ausführliche Arbeit über die Entwickelung des Gehirnes des Kaninchens verdanken wir L. Löwe (Beitr. z. Anat. u. Entw. des Nervensystems d. Säugetiere und des Menschen, Bd. I, mit 18 Taf., 1880).

§ 30.

Rückenmark.

Erste Anlage des Markes.

Das Rückenmark als Ganzes aufgefasst folgt im allgemeinen denselben Gesetzen der Entwickelung wie der ganze Körper. Bei der ersten Anlage des Leibes des Hühnchens und der Säugetiere wird zuerst das Gehirn und dann der vorderste Teil des Markes angelegt (Fig. 22, 23, 76), worauf dann nach und nach von vorn nach hinten immer neue Abschnitte des letzteren aus der sich differenzierenden Achsenplatte sich hervorbilden (Fig. 34, 77), zuerst in Form einer rinnenförmig vertieften

Medullarplatte auftreten und dann zu einem Rohre sich schließen. Bald ist nun beim Hühnchen nahezu das ganze Mark in der Anlage vorhanden (Fig. 35) und bei Embryonen mit mehr als 13 Urwirbeln auch die Rückenfurche ganz geschlossen, von welchem Zeitpunkte an das Mark als geschlossenes Rohr an seinem hintersten Ende sich fortbildet, eine beachtenswerte Tatsache, welche lehrt, dass das Medullarrohr nicht notwendig in erster Linie als Furche auftritt. Es erscheint nämlich dieses Wachstum des ganz geschlossenen Medullarrohres zu einer Zeit, wo noch lange nicht alle Urwirbel gebildet sind, und ist hervorzuheben, dass das Ende des Medullarrohres in dieser Periode ebenso mit dem Ektoderm, den Urwirbeln und der Chorda zu einer Masse, dem Achsenwulste, verschmilzt, wie dies früher mit der rinnenförmigen Medullarplatte der Fall ist (S. 50).

Sowie alle Urwirbel angelegt sind, hat auch die erste Anlage des Medullarrohres das Ende ihres Wachstums erreicht und ist dasselbe in diesem Stadium beim Hühnchen so lang als die Wirbelsäule.

Mark des Menschen.

Beim Menschen reicht das Medullarrohr, wie Ecker zuerst gezeigt hat, anfänglich ebenfalls bis zum Ende der Schwanzwirbelsäule (Icon. phys., 2. Aufl., Taf. XXXI, Fig. VII, VIII), und durch E. Rosenberg haben wir das Genauere über dieses Ende erfahren, welches ganz hinten erheblich verschmälert ist, an das Ektoderm der Schwanzspitze angrenzt und die Schwanzwirbelsäule noch überragt. In weiterer Entwickelung wächst nun das Mark anfänglich noch eine Zeitlang gleichmäßig mit der Wirbelsäule fort, wie sich bei ein-, zwei- und dreimonatlichen Embryonen leicht nachweisen lässt (Fig. 169). Vom vierten Monate an tritt dann aber eine raschere Entwickelung der Wirbelsäule ein, infolge welcher das Mark nach und nach seine Stellung zu den unteren Wirbeln ändert und scheinbar heraufrückt (*Ascensus medullae spinalis*). Es reicht übrigens das Mark im sechsten Monate noch bis an den Sakralkanal und selbst am Ende des Embryonallebens steht seine Spitze immer noch im dritten Lendenwirbel, woraus zu ersehen ist, dass die bleibenden Verhältnisse erst nach der Geburt ganz sich ausbilden.

Während so das Mark, wenn auch in der Längsrichtung wachsend, doch mit der Wirbelsäule nicht gleichen Schritt hält, zeigen die unteren Nervenwurzeln ein abweichendes Verhalten. Anfänglich ebenso wie die Hals- und Rückennerven unter rechten Winkeln vom Marke abgehend, beginnen dieselben mit dem scheinbaren Höhersteigen desselben sich zu verlängern, nehmen eine immer schiefere Richtung an und bilden endlich die *Cauda equina*. Die *Dura* und *Arachnoidea* beteiligen sich ebenfalls an diesem Wachstume und auch die *Pia* bleibt nicht zurück und liefert das *Filum terminale*. Letzteres anlangend, ist übrigens zu

bemerken, dass dasselbe beim Menschen teilweise und bei den Tieren, bei denen es in seiner ganzen Länge eine Verlängerung des *Canalis centralis* enthält, wohl ganz und gar als eine Fortsetzung des Rückenmarkes zu betrachten ist, und dass somit die vorhin gemachte Angabe, dass das Mark vom vierten Monate an in seinem Wachstume mit der Wirbelsäule nicht mehr Schritt halte, dahin näher zu bestimmen ist, dass dasselbe von dieser Zeit an mit dem Teile, der die Rückenmarksnerven abgibt, allerdings zurückbleibt, dagegen aus seinem untersten Ende eine rudimentäre Bildung entwickelt, die gleichmäßig mit der Wirbelsäule sich verlängert.

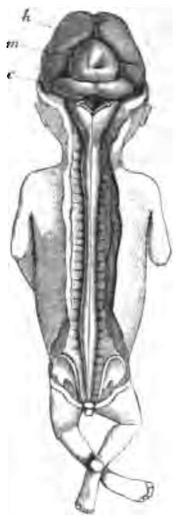


Fig. 169.

Die beiden Anschwellungen des Rückenmarkes sind schon im zweiten Monate beim Menschen angedeutet und vom dritten Monate an sehr bestimmt ausgeprägt (Fig. 169).

Ich wende mich nun zu den inneren Veränderungen des Markes des Menschen.

Nachdem ich schon vor langer Zeit (erste Aufl.) das Halsmark eines vier und eines sechs Wochen alten Embryo beschrieben hatte (Fig. 170, 171), haben mir in neuester Zeit Querschnittserien von zwei 8,0 und 8,5 mm langen Embryonen der vierten Woche um so bessere Aufschlüsse gegeben, als in solchen der hinterste Teil des Markes noch im primitiven Stadium des aus der Medullarplatte bestehenden Rohres sich befindet und, je weiter nach vorn, um so entwickeltere Zustände sich ergeben. Der hinterste Teil des Markes, der, von Urwirbeln und der Chorda begleitet, bis in die letzte Schwanzspitze reichte, besaß einen spaltenförmigen Zentralkanal, bestand in seiner ganzen Dicke aus epithelartigen, länglichen, geschichteten Zellen mit fadenförmigen Ausläufern und zeigte keine Andeutungen von Nervenwurzeln. In der Sakralgegend traten diese und die Spinalganglien auf und änderte sich das Mark nach und nach so, dass es bei dem Embryo von 8,5 mm die Form der Fig. 170, bei dem von 8,0 mm die der Fig. 171 annahm.

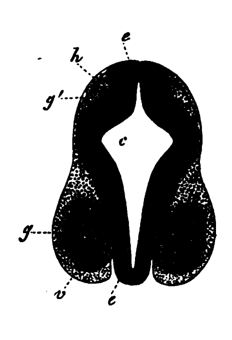
Die Veränderungen, die hierbei mit dem ursprünglichen Rohre vor sich gehen, sind folgende.

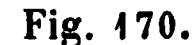
Erstens sondert sich die epithelartige primitive zellige Wand in

Fig. 169. Dreimonatlicher menschlicher Embryo in natürlicher Größe mit bloßgelegtem Gehirne und Marke. *h* Hemisphären des großen Hirnes; *m* Mittelhirn; *c* kleines Hirn. An der *Medulla oblongata* sieht man einen Rest der *Membrana obturatoria ventriculi quarti*.

zwei Schichten, eine innere, die ihren Charakter beibehält, und eine **äußere**, deren Zellen mehr rundlich werden. Diese Lage stellt die Anlage der **grauen Substanz** dar und tritt mit je zwei gesonderten Herden auf, indem die genannte Differenzierung anfänglich da fehlt, wo der Zentralkanal seine größte Breite besitzt (Fig. 170). Bald jedoch vereinigen sich die vorderen und hinteren grauen Kerne (Fig. 171) und fehlt von da an jede Abgrenzung derselben.

Zweitens entwickelt sich ziemlich gleichzeitig mit den grauen Kernen auch die **weiße Substanz** in Gestalt von **vier** zarten Belegmassen, deren Lage aus Fig. 170 deutlich ist. His schildert bei einem Embryo von 7,5 mm die weiße Substanz als eine jederseits vorn und hinten zusammenhängende Lage, doch ist das, was er so benennt, nicht mit der Substanz der Markstränge identisch, indem das Ganze nur




Fig. 170.

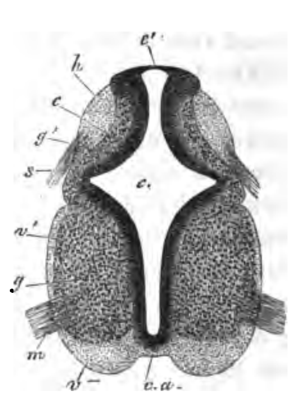


Fig. 171.

aus feinen radiären Fäserchen bestand. Die weiße Substanz, die ich meine, sind feinste, am Längsschnitte leicht zu erkennende Fäserchen, die ohne Beimengung von Zellen oder Kernen in helle Zwischensubstanz eingebettet sind und an Querschnitten als feinste Pünktchen in heller

Fig. 170. Querschnitt des Halsteiles des Rückenmarkes eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, 36mal vergr. *c* Zentralkanal; *e* epithelartige Auskleidung desselben; *g* vordere graue Substanz mit einem dunkleren Kerne, aus dem die vordere nicht dargestellte Wurzel entspringt; *g'* hintere graue Substanz; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang.

Fig. 171. Querschnitt des Halsmarkes eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von 1,42 mm Höhe und 0,99 mm Breite am breitesten Teile, 50mal vergrößert. *a* Zentralkanal; *c* epithelartige Auskleidung desselben; *g* vordere graue Substanz mit einem dunkleren Kerne, aus dem die vordere Wurzel entspringt; *g'* hintere graue Substanz; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang; *ca Commissura anterior*; *m* vordere, *s* hintere Wurzel; *v'* hinterer Teil des Vorderstranges (sogen. Seitenstrang); *e'* dünner Teil der Auskleidung des Zentralkanales in der hinteren Mittellinie.

Grundmasse erscheinen und häufig wie durch zarteste Fäserchen untereinander verbunden sind, die ich für Kunstprodukte halte.

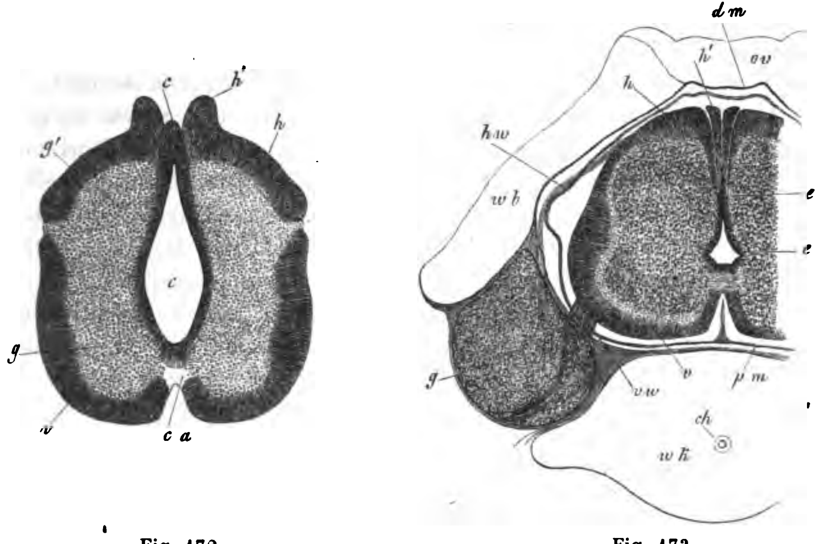


Fig. 172. Fig. 173.

Mit den weißen Strängen werden auch die Spinalganglien und die motorischen Wurzeln sichtbar. Auch die sensiblen Wurzeln erkennt man sehr bald, wenn auch als sehr zarte Gebilde, und habe ich dieselben nun auch im Stadium der Fig. 170 gesehen. In weiterer Entwickelung nimmt durch fortgesetzte Umgestaltung der Wandzellen des Zentralkanales die graue Substanz zu und dehnt sich auch die weiße Substanz immer mehr aus, vor allem die der Vorderstränge, zwischen denen nun auch die vordere Kommissur auftritt. So wird bald der Zentralkanal mit seinem Epithel ringsherum von weißer und grauer Substanz umgeben mit einziger Ausnahme der dorsalen Mittellinie, wo derselbe noch eine Zeitlang breit und von eigentümlicher

Fig. 172. Querschnitt des Rückenmarkes eines menschlichen Embryo von acht Wochen von 1,3 mm Höhe und 1,5 mm Breite, 50mal vergr. Bezeichnung wie in Fig. 171. *h'* hervorragende Teile der Hinterstränge, die später als besondere Keilstränge erscheinen; zwischen ihnen bei *c* Epithel des Zentralkanals.

Fig. 173. Querschnitt durch einen Halswirbel und das Mark eines 9—10 Wochen alten menschlichen Embryo, 35mal vergrößert. Höhe des Markes 1,5 mm, Breite 2,0—2,25 mm. *e* Epithel des Zentralkanals; *e'* in Oblitteration begriffener hinterer Teil desselben; *v* Vorderstrang; *h* Hinterstrang; *h'* Keilstrang desselben; *vw* vordere Wurzel; *hw* hintere Wurzel; *g Ganglion spinale; pm Pia mater; dm Dura mater*, der Wirbelanlage noch dicht anliegend; *wk* Wirbelkörper; *ch* Chordarest; *wb* Wirbelbogen knorpelig; *ov* Rest der *Membrana reuniens superior*.

Form freiliegt (Fig. 171). Die vordere Kommissur besteht von Anfang an aus feinsten kernlosen Fäserchen, die bogenförmig in die graue Substanz umbiegen und in derselben ein System von Bogenfasern bilden, die mit der radiären, von den Ausläufern der Epithelzellen herrührenden Faserung sich kreuzen.

Gestützt auf diese Erfahrungen beim Menschen, mit denen Beobachtungen beim Hühnchen und Säugern übereinstimmen, spreche ich mich dahin aus, dass die erste Anlage des Markes nur die des sogenannten Epithels und der grauen Substanz in sich schließt, und dass die weißen Stränge und die Kommissur erst in zweiter Linie als eine äußere Belegmasse erscheinen. Dies geschieht wahrscheinlich so, dass die Nervenfasern ursprünglich als zarte kernlose Ausläufer der inneren Zellen des Markes auftreten. Mit Bezug auf die Zahl der Stränge muss ich für den Menschen auch nach meinen neuesten Erfahrungen bestimmt hervorheben, dass eigentlich nur zwei Paare solcher vorhanden sind, und dass die Seitenstränge aus Teilen dieser sich entwickeln.

Spätere Ausbildung des menschlichen Markes.

Die weitere Entwickelung des Markes des Menschen anlangend, so zeigen Figg. 172 und 173 Querschnitte des Markes von einem acht Wochen und einem neun bis zehn Wochen alten menschlichen Embryo, und stellt sich bei Vergleichung dieser Figuren mit Fig. 171 leicht heraus, dass das Wachstumsgesetz des Markes im allgemeinen das ist, dass, während der Zentralkanal nach und nach verkümmert, die graue Substanz sowohl als und vor allem der weiße Beleg an Masse zunehmen. Einzelnes anlangend, so zeigt erstens der Zentralkanal eine von hinten nach vorn fortschreitende Atrophie, die allem Anscheine nach vor allem durch die mächtige Entwickelung der Hinterstränge bewirkt wird. So geschieht es, dass derselbe von der Oberfläche ins Innere sich zurückzieht und endlich nur noch einen relativ kleinen Raum im Zentrum des Markes einnimmt.

Von der Entwickelung der Stränge lehren die gegebenen Figuren, dass dieselben beim weiteren Wachstume des Markes immer mehr sich verdicken und verbreitern, so dass beim Embryo von neun bis zehn Wochen (Fig. 173) die Vorder- und Hinterstränge zur Vereinigung gelangen und die graue Substanz rings von der weißen Masse umgeben ist. Zugleich treten auch die Vorderstränge vorn neben der Mittellinie stark vor und wird die *Fissura anterior* deutlich, während an der entgegengesetzten Seite die Hinterstränge unter Verdrängung des Zentralkanales bis zur Berührung aneinander rücken, wobei zugleich ein besonderer Keilstrang (der spätere GOLLsche Strang) von ihnen sich abzweigt.

Die graue Substanz bietet in morphologischer Beziehung nicht

viel Besonderes dar. Dieselbe wächst gleichzeitig mit den weißen Strängen, wenn auch anfänglich langsamer als diese, und zeigt schon im dritten Monate Andeutungen der Hörner, die dadurch zustande kommen, dass stellenweise die graue, an andern Orten die weiße Substanz mehr wächst.

Die Häute des Rückenmarkes entstehen wie die des Gehirnes aus dem Mesoderm und zwar aus den angrenzenden Teilen der Urwirbel.

Über die Entwickelung des Markes des Hühnchens und des Kaninchens vergleiche man meine Entwickelungsgeschichte, 2. Aufl., ferner die Arbeiten von HENSEN und LÖWE.

§ 31.

Peripherisches Nervensystem.

Das peripherische Nervensystem ist, wie neuere Untersuchungen lehren, höchst wahrscheinlich in allen seinen Teilen ein Abkömmling der Zentralorgane, und wachsen sowohl die cerebrospinalen Nerven als auch der *Sympathicus* aus dem Gehirn und Rückenmark hervor.

Motorische Nerven.

Am längsten bekannt und am leichtesten nachzuweisen ist die Abstammung der motorischen Nerven. Diese Nerven, d. h. die motorischen Wurzeln der Rückenmarksnerven und die motorischen Hirnnerven, kommen niemals als selbständige Gebilde zur Beobachtung, sondern stehen von ihrem ersten Erscheinen an mit den Zentralorganen in Verbindung. Ferner zeigen dieselben bei ihrem ersten Auftreten keine Spur von zelligen Elementen, sondern bestehen einzig und allein aus feinsten und kernlosen Fäserchen, die später zu den Achsencylindern ihrer Fasern sich gestalten (Fig. 174).

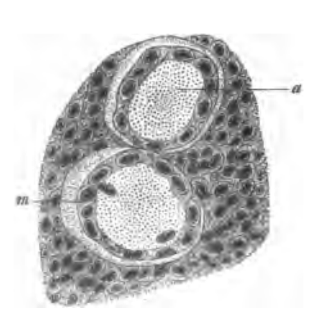


Fig. 174.

Aus diesen Thatsachen folgt unzweifelhaft, dass diese Nerven aus dem zentralen Nervensysteme hervorsprossen, und erscheint in anbetracht der bekannten Ursprungsverhältnisse der Nervenfasern die Annahme berechtigt, dass die Fasern der primitiven motorischen Nerven nichts als Ausläufer gewisser Fortsätze der zentralen Nervenzellen sind.

Fig. 174. Zwei Bündel aus dem Querschnitte der hinteren Wurzel eines *Nervus spinalis* eines menschlichen Embryo von 8,5 mm, stark vergr. *m* mesodermatische Nervenscheide; *a* kernloses Bündel von Achsencylindern.

Von den sensiblen Nerven und deren Ganglien galt bis vor nicht langer Zeit die Lehre von REMAK, dass dieselben selbständige Erzeugnisse des mittleren Keimblattes und zwar der Urwirbel seien, sehr allgemein als gut begründet, obgleich schon seit 1868 HIS die gangliösen Kopfnerven und die Spinalganglien von dem an die Medullarplatte stoßenden Teile des Ektoderms, den er Zwischenstrang nannte, ableitete. Vor einigen Jahren traten dann BALFOUR und sein Schüler MILNES MARSHALL mit der neuen Lehre auf, dass bei den Plagiostomen und dem Hühnchen alle diese gangliösen Nerven aus dem Gehirn und Mark hervorwuchern, und hat sich nun durch diese Untersuchungen und weitere Erfahrungen von HENSEN, mir, HIS, SAGEMEHL (Unters. ü. d. Entw. d. Spinalnerven, Dorpat 1882) und BEDOT (Rech. s. le dével. des nerfs spinaux chez les Tritons in Recueil zool. Suisse, 2, 1884) auf jeden Fall so viel feststellen lassen, dass es das Ektoderm ist, das auch diesem Teile des Nervensystemes den Ursprung gibt, mag es nun die Medullarplatte selbst sein (BALFOUR, HENSEN, ich, SAGEMEHL, BEDOT) oder der unmittelbar an dieselbe angrenzende Teil des Ektoderms (M. MARSHALL) oder der weiter abstehende Zwischenstrang von HIS, der hierbei beteiligt ist.

Die ersten Anfänge der betreffenden Ganglien und Wurzeln bestehen in einer Längsleiste auf jeder Seite (neural ridge, M. MARSHALL), die, mag sie so oder so entstanden sein, auf jeden Fall später von der dorsalen Fläche des zentralen Nervensystemes ausgeht, wobei MARSHALL und zum Teil auch HIS eine Verbindung der Leisten beider Seiten annehmen, SAGEMEHL und BEDOT eine solche leugnen. Diese »Ganglienleiste« (SAGEMEHL) oder Nervenleiste besteht jederseits aus einem vorderen Abschnitte, der den *Trigeminus*, *Facialis-Acusticus* und nach MARSHALL beim Hühnchen auch den *Olfactorius* erzeugt, und aus einem hinteren Teile, aus welchem der *Glossopharyngeus* und *Vagus* und alle sensiblen Wurzeln der *Nervi spinales* mit ihren Ganglien hervorgehen. Nachdem diese Nervenleisten, die Fig. 175 in der Längsansicht, Fig. 176, 177 im Querschnitte zeigen, eine Zeitlang bestanden haben, zerfallen dieselben in noch nicht genau ermittelter Weise in die einzelnen Nerven, welche nach und nach mehr zur Seite und, wie beim Gehirn, selbst an die ventrale Fläche rücken. Jeder dieser Nerven besitzt anfangs scheinbar die Natur eines Ganglion und besteht ganz und gar aus zelligen Elementen, die denen des zentralen Nervenrohres so angelagert sind, dass sie keine Abgrenzung gegen dasselbe zeigen. Später entwickelt sich an der Verbindungsstelle die Wurzel des betreffenden Nerven, und wenn dies geschehen ist, treibt auch das Ganglion an der entgegengesetzten Seite den Nervenstamm hervor, der dann zuletzt beim Trigeminus und den Spinalnerven mit der motorischen Wurzel sich vereint. HIS und SAGE-

MEHL sind der Meinung, dass die Ganglien dieser Nerven nach ihrem ersten Auftreten eine Zeitlang ohne Verbindung mit dem zentralen Nervenrohre bestehen, ich dagegen glaube wie HENSEN und neuerdings auch BEDOT aus meinen Erfahrungen an den Kopfnerven der Säuger den Schluss ableiten zu dürfen, dass dem nicht so ist und die Ganglien niemals vom Gehirn und Mark sich lösen. Jedenfalls aber werden die sensiblen Wurzeln später als die Ganglien sichtbar und entstehen wahrscheinlich durch einen doppelten Vorgang, einmal dadurch, dass Nervenfasern aus dem Zentralorgane in die Ganglien und durch dieselben hindurch in die Stämme der betreffenden Nerven hineinwachsen, und zweitens, indem auch von den Ganglien aus Nervenfasern in das Mark sich hineinbilden.

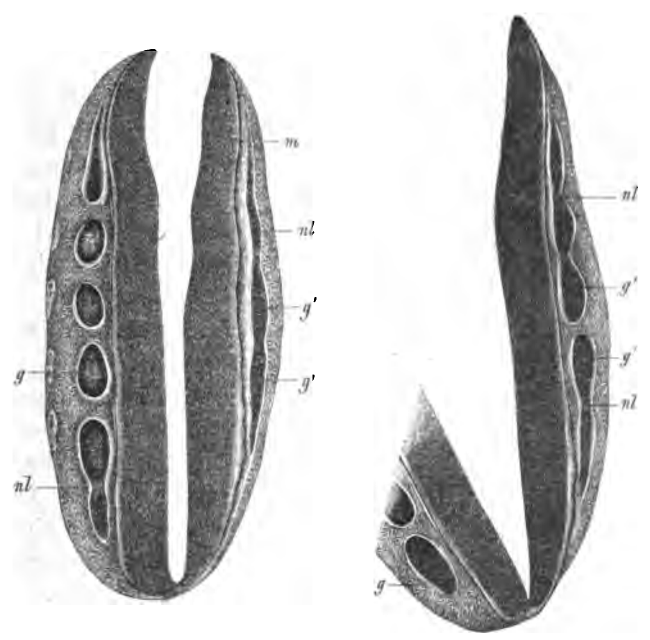


Fig. 175 A. Fig. 175 B.

Über die frühen Zustände der Nerven menschlicher Embryonen besitzen wir einige Angaben von HIS, die sich jedoch nicht auf das erste Auftreten derselben beziehen. Embryonen der vierten Woche von 7,0—7,5 mm zeigen die Anlagen der fünf gangliösen Kopfnerven, des V., VII., VIII.,

Fig. 175. Zwei aufeinanderfolgende Frontalschnitte durch den hinteren Teil des Markes, die Nervenleiste und zum Teil die Spinalganglien eines menschlichen Embryo von 8,5 *mm* Länge, geringe Vergr. A. oberflächlicherer, B. der darauf folgende Schnitt. *m* Rückenmark; *nl* Nervenleiste; *g'* den Ganglien angehörende Anschwellungen desselben; *g* die Ganglien selbst.

IX., X. Paares, von denen die des VII. und VIII. zusammenhängen, außerdem die *Portio minor Trigemini* und den *Hypoglossus*. An den Rücken-

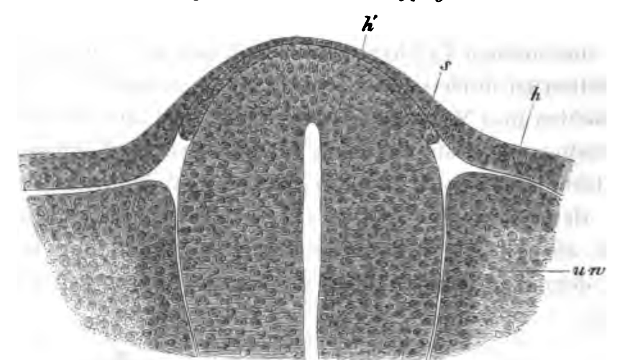


Fig. 176.

marksnerven sind die Ganglien und die motorischen Wurzeln ausgebildet, sensible Wurzeln sollen jedoch noch keine dasein und die Ganglien keine Verbindung mit dem Mark eingehen. Beim Gehirn dagegen zeichnet His alle Ganglien teils mit Wurzeln, teils demselben anliegend (Arch. v. His und Braune 1879, Taf. XVIII, Fig. 6—10). Meine eigenen Erfahrungen an den obenerwähnten menschlichen Embryonen der vierten Woche ergaben erstens das Novum, dass auch hier eine zusammenhängende Nervenleiste sich findet, die, soviel ich wahrnahm, noch alle Spinalganglien untereinander verband (s. Fig. 175). Zweitens fand ich an denselben ganz bestimmt sensible Nervenwurzeln und zwar auch in den hinteren Teilen des Markes. Drittens entsprangen die vorderen Wurzeln breit

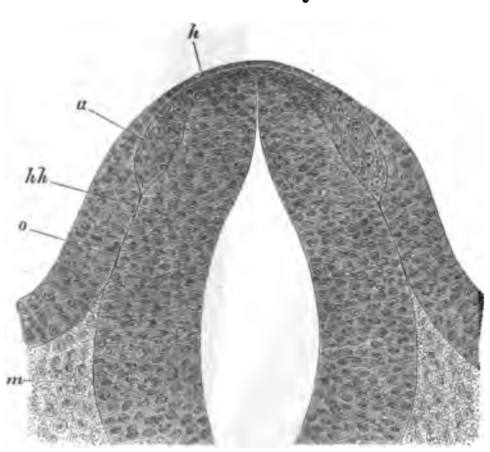


Fig. 177.

Fig. 176. Querschnitt durch das Mark und die angrenzenden Teile eines Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages. Vergr. 255mal. *uw* Urwirbel; *h* Hornblatt; *h'* verdünntes Hornblatt über dem Marke; *s* Anlage der sensiblen Wurzel.

Fig. 177. Querschnitt durch das Hinterhirn und die angrenzenden Teile eines Hühnerembryo von 44 Stunden in der Gegend der Gehörblase. Vergr. 222mal. *o* offene Gehörblase; *h* Ektoderm über dem Hinterhirn; *hh* Hinterhirn; *a* Anlage des gangliösen *Nervus acusticus.*

und eine an die andere anstoßend aus dem Mark. Viertens endlich zeigten die Kopfnerven die von His beschriebenen Verhältnisse, nur fand ich am Trigeminus ein dicht am *G. Gasseri* anliegendes *Ganglion ciliare*. Eine Ausnahme von dem hier Vorgetragenen würde sich ergeben, wenn es richtig wäre, dass der Seitennerv der Fische und Amphibien, der zu den Sinnesorganen der Seitenlinie geht, aus dem Ektoderm entsteht, wie Götte, Semper, v. Wijhe und Hoffmann behaupten. Es hat jedoch schon Balfour, allerdings mehr aus theoretischen Gründen, die Meinung vertreten, dass dieser Nerv aus dem *Vagus* hervorwachse, und neulich hat J. Beard bei Salmo fario dies durch die direkte Beobachtung erhärtet.

Wenn dem Angegebenen zufolge die Ganglien der Spinal- und Kopfnerven aus dem zentralen Nervensysteme hervorwuchern und somit ebenso gut wie die Netzhaut und der *Bulbus olfactorius* unmittelbare Abkömmlinge des Medullarrohres sind, so liegt es nahe anzunehmen, dass überhaupt alle Ganglien, auch die des *Sympathicus*, diesen Ursprung nehmen. Die Thatsachen sind nun allerdings noch nicht so weit, dass dieser Satz als vollkommen erwiesen sich ansehen ließe, immerhin sprechen eine Anzahl Wahrnehmungen von mir und andern (Schenks Mitteilungen, H. 3) so laut, dass wir allen Grund haben, für einmal an dieser Annahme festzuhalten. Demzufolge hätte man sich zu denken, dass die sympathischen Ganglien aus den Spinal- und gewissen Hirnnervenganglien und alle kleineren solchen Organe aus den größeren hervorwachsen und dann nach und nach durch zwischen ihnen auftretende Kommissuren sich sondern.

Erstes Auftreten der peripheren Nerven.

In betreff der Zeit des Auftretens der peripherischen Nerven bemerke ich folgendes: Beim Hühnchen treten die ersten Spuren der gangliösen Kopfnerven am zweiten Tage bei Embryonen mit acht Urwirbeln auf, bei denen eben das Medullarrohr sich schließt. Dasselbe gilt auch von den Spinalganglien mit dem Bemerken, dass dieselben von vorn nach hinten sich bilden und immer um die Zeit des Schlusses des Markes auftreten. Beim Kaninchen zeigen sich die ganglиösen Nerven am neunten Tage. Die motorischen Wurzeln erscheinen bei Säugern und Vögeln später als die Ganglien, aber früher als die sensiblen Wurzeln. Der *Sympathicus* erscheint um ein Geraumes später als die cerebrospinalen Ganglien.

***Sympathicus* des Menschen.**

Beim Menschen sah ich den Grenzstrang des *Sympathicus* bestimmt bei 17—19 mm langen Embryonen, doch wird derselbe erst am Ende des zweiten und im dritten Monate deutlicher. Die Ganglien desselben liegen von Anfang an dicht an den knorpeligen Wirbelkörpern. Anfänglich ohne Zwischenstränge, eins dicht am andern gelegen, entwickeln sich nachher solche Fäden zwischen ihnen, doch geht es hiermit sehr langsam vorwärts, wie nachstehende Fig. 178 zeigt, die den Grenzstrang eines

Embryo aus dem vierten Monate darstellt, in welchem die Brustganglien noch gar nicht geschieden sind und die Lendenganglien eben anfangen sich zu trennen, während auffallenderweise die Sakral- und Halsknoten schon Verbindungsstränge besitzen.



Fig. 178.

Über die Entwickelung der peripherischen Geflechte des *Sympathicus* des Menschen und der Säugetiere wissen wir fast nichts. Den *Plexus coeliacus* sah ich schon bei Embryonen des dritten Monates von der neunten Woche an, zu welcher Zeit auch die *Splanchnici majores* schon deutlich sind. Auffallend war mir, dass bei solchen Embryonen aus dem dritten Monate der ganze Raum zwischen den Nebennieren, Nieren und Geschlechtsdrüsen von einem Nervengeflechte mit zahlreichen größeren Ganglien eingenommen war, das ziemlich deutlich zwei Hälften erkennen ließ, und erinnerte dasselbe lebhaft an die von Remak beschriebenen Geschlechtsnerven des Hühnchens. Ja es ergaben sich selbst einige Thatsachen, die für eine Beziehung dieser Geflechte zu den Nebennieren sprechen. So sah ich bei einem dreimonatlichen Embryo die Nebennieren vor der Aorta durch eine Quermasse verbunden, in welche der *Splanchnicus* sich verlor und die offenbar zu dem erwähnten Nervengeflechte gehörte, und kann bei dieser Gelegenheit daran erinnert werden, dass schon Valentin und Meckel die Nebennieren ursprünglich als zusammenhängend beschreiben. Untersuchungen ferner an Kalbsembryonen haben ergeben, dass auf jeden Fall dasselbe Blastem, das den erwähnten Nervenplexus liefert, mit seinem oberen Teile die Nebennieren erzeugt, die keinerlei genetischen Zusammenhang weder mit den Wolffschen Körpern noch mit den bleibenden Nieren haben, doch ist es bisher noch nicht gelungen nachzuweisen, ob dieselben wirklich in einem innigeren Verbande mit den sympathischen Plexus vor der Aorta stehen oder nicht.

Histologische Entwickelung der Nerven.

Über die Entwickelung der Elemente des peripherischen Nervensystemes berichte ich in Kürze folgendes. Die Stämme der sensiblen und motorischen Nerven treten ohne Ausnahme in erster Linie als Bündel feinster paralleler Fäserchen auf, zwischen denen keine Kerne und keine Zellen sich befinden. Von dieser fundamentalen Thatsache ist es leicht bei Kaninchenembryonen am *Trigeminus* und *Oculomotorius*, sowie an den Nerven der hervorsprossenden Extremitäten sich zu über-

Fig. 178. Grenzstrang des *Sympathicus* eines viermonatlichen Embryo von 4″ 4½‴ Länge in natürlicher Größe. 1. 2. 3. *Ganglia cervicalia*; 4. letztes *Ganglion thoracicum*; *c Ganglia lumbalia*; 5. *Ganglia sacralia*; *e Ganglion coccygeum*; *sp Splanchnicus major*.

zeugen, und beweist dieselbe wohl unzweifelhaft, dass die Nervenfasern nicht *in loco* aus peripheren Zellen sich bilden, sondern aus den Zentralorganen (Gehirn, Mark, Ganglien) hervorsprossen. In zweiter Linie ordnen sich die die Nerven umgebenden Mesodermelemente zu einer zelligen Scheide (Fig. 174), und in dritter Linie wuchern diese Zellen anfangs spärlich und dann immer reichlicher in das Innere der Nervenstämme herein und umhüllen schließlich die einzelnen Achsencylinder als SCHWANNsche Scheiden, welche demzufolge sekundäre, der Nervenfaser, d. h. dem zuerst allein vorhandenen Achsencylinder ursprünglich fremde, vom Mesoderm abstammende Bildungen sind. Diese Zellen der SCHWANNschen Scheiden, die ich RANVIERsche Zellen nennen will, sind anfänglich kurz, und dem entsprechend sind auch die RANVIERschen Segmente bei Embryonen viel kürzer als bei Erwachsenen. Doch genügt das Längenwachstum der Segmente eines einmal gebildeten Nerven nicht, um das Gesamtlängenwachstum derselben zu erklären, vielmehr kommt nach VIGNAL (Arch. d. Phys., 1883, S. 536) auch eine Bildung neuer Segmente zwischen den alten dazu, dadurch dass neue RANVIERsche Zellen aus dem umgebenden Gewebe an die Einschnürungstellen sich anlegen, welche hierauf zu einem neuen Segmente auswachsen. Das Nervenmark wird am besten als eine Ablagerung aus dem Blute auf die Achsencylinder aufgefasst, bei welcher wahrscheinlich die RANVIERschen Zellen mit beteiligt sind. Bei den Nervenendigungen von Embryonen, wie z. B. der Froschlarven, deute ich die von mir vor Jahren beschriebenen kernhaltigen verästelten Fäden, in denen dunkelrandige Fasern zu einer oder mehreren sich bilden (s. meine Abh. in An. d. sc. nat., 1846), als Nervenscheiden mit eingeschlossenen Achsencylindern, und im Gehirn und Rückenmark, dessen Elementen SCHWANNsche Scheiden fehlen, sind die Zellen der Stützsubstanz die Vertreter derselben in anatomischer und in physiologischer Beziehung. Über die Bildung der eigentümlichen Olfactoriusfasern siehe unten beim Geruchsorgane.

III. Entwickelung der Sinnesorgane.

A. Auge.

§ 32.

Erste Entwickelung des Auges, Anlage seiner Hauptteile.

Primitive Augenblasen.

Die Entwickelung der Augen beginnt beim Hühnchen und beim Säugetiere mit dem Auftreten zweier seitlicher Ausstülpungen des primi-

tiven Vorderhirnes, der **primitiven Augenblasen**, von denen in früheren Paragraphen schon die Rede war und die HIS auch bei drei menschlichen Embryonen von 2,4, 2,6 und 4 mm gesehen hat.

Augenblasenstiel.

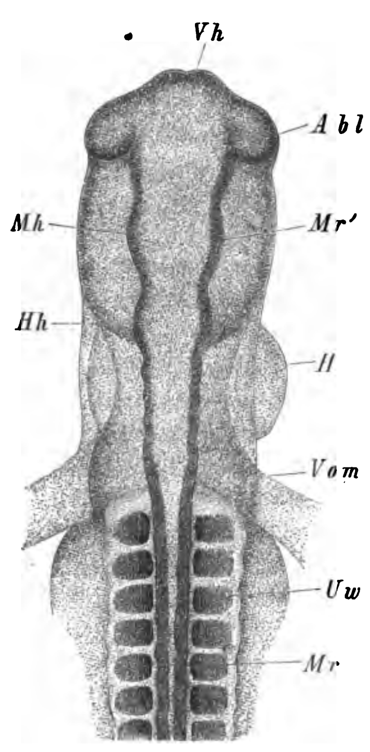


Fig. 179.

Einmal gebildet, schnürt sich die primitive Augenblase allmählich vom Vorderhirne ab, so dass sie wie einen Stiel bekommt, der nichts anderes ist als die Bahn, in welcher später die Fasern des *Nervus opticus* sich entwickeln, und zugleich rückt die ganze Augenanlage nach und nach an die untere Seite des Vorderhirnes in die Gegend, die später Zwischenhirn heißt.

Auf dieser Stufe angelangt, gehen die Augenblasenstiele von der Basis des Zwischenhirnes aus, während die Blasen selbst so gelagert sind, dass sie mit der oberen und proximalen Seite dem Vorderhirne zugewendet erscheinen, mit der unteren dagegen, sowie mit der dem Stiele entgegengesetzten (distalen) Polfläche gegen die äußeren Bedeckungen gerichtet sind. Die äußere Bedeckung der Augenblase wird beim Hühnchen nur von dem Hornblatte (*Ektoderm*) gebildet, während bei den Säugetieren eine dünne Mesodermlage zwischen der Augenblase und dem Hornblatte sich hindurchzieht.

Umwandlungen der primitiven Augenblasen im allgemeinen.

In betreff der weiteren Veränderungen der primitiven Augenblasen gebe ich nun zunächst zur Erleichterung des Verständnisses der etwas schwierigen Verhältnisse folgende übersichtliche Schilderung. Die primitive Augenblase wird nicht als solche zum späteren *Bulbus*, vielmehr bildet sich dieser 1) aus der primitiven Blase, 2) aus einer dieselbe einstülpenden Wucherung des *Mesoderms* und des Hornblattes, die man kurzweg als der äußeren Haut angehörig bezeichnen kann, aus welcher die Linse, der Glaskörper und bei Säugern die *Tunica vasculosa lentis*

Fig. 179. Vorderer Teil des Embryo eines Hühnchens vom Ende des zweiten Tages vom Rücken her. 40mal vergr. *Vh* Vorderhirn; *Mh* Mittelhirn; *Hh* Hinterhirn; *Abl* Augenblasen; *H* Herz; *Uw* Urwirbel; *Mr* Medullarrohr; *Mr'* Wand der zweiten Hirnblase; *V om* *Vena omphalo-mesenterica*.

entsteht, und 3) aus einer vom mittleren Keimblatte oder den sogenannten Kopfplatten abstammenden äußeren Umhüllung, welche die *Sclera* und *Cornea* samt der Aderhaut und Iris mit Ausnahme des *Pigmentum nigrum* erzeugt. Sobald nämlich die primitive Augenblase ihre bleibende Stellung eingenommen hat (Fig. 180), wird dieselbe am distalen Pole durch eine Wucherung des Hornblattes, die zur Linse sich abschnürt, so eingestülpt, dass ihre vordere Wand an die hintere Wand sich anlegt, wodurch die primitive Blase als solche ganz verschwindet und nun ein doppeltblätteriges becherförmiges Gebilde darstellt, das mit seinem vor-

Linse.

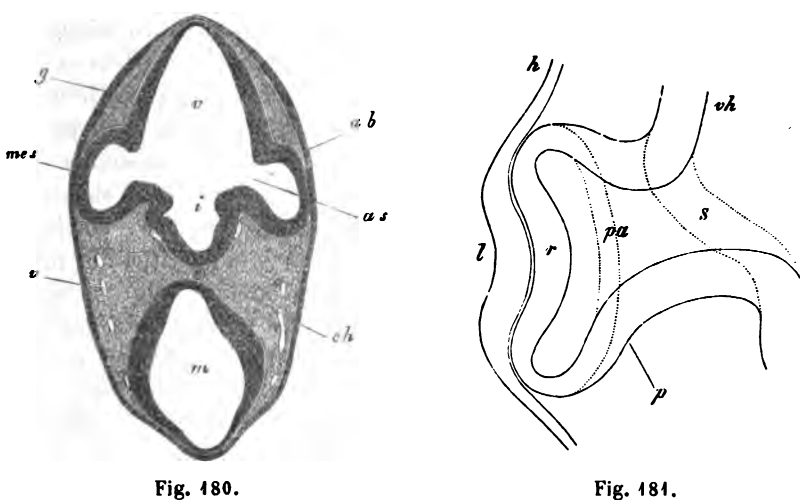


Fig. 180. Fig. 181.

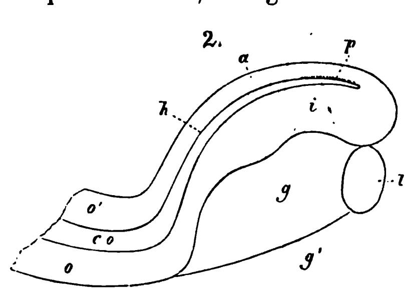
deren Rande die Linse umfasst (Fig. 181). Gleichzeitig mit dieser Einstülpung und unmittelbar nachher wuchert aber auch die Cutis (d. h. die an das *Ektoderm* angrenzenden Mesodermlagen) mediänwärts von der Linse und unterhalb derselben gegen die primitive Blase und ihren

Fig. 180. Schnitt durch den Vorderkopf eines Kaninchens von 10 Tagen. Vergr. 40mal. *ab* Augenblasen (0,26 mm hoch); *as* Augenblasenstiel (Lumen 83 μ weit); *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *i* Infundibulum; *ch* durchschimmernde Chorda; *v* Venen; *g* verdicktes Hornblatt in der Gegend der späteren Geruchsgrübchen; *mes* Mesoderm.

Fig. 181. Frontalschnitt durch die Anlage des Auges eines Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages, so dass der Stiel der primären Augenblase sichtbar ist. Mit punktierten Linien sind die Konturen eines Schnittes angegeben, der neben dem Augenstiele durchgehen würde. Vergr. etwa 100mal. *vh* Höhle des Vorderhirnes; *s* Stiel der primären Augenblase; *pa* primäre Augenblase, vorn schon etwas eingestülpt; *r* vordere Wand derselben, die später zur Retina wird; *p* hintere Wand derselben, Anlage des *Pigmentum nigrum*; *h* Hornblatt vor der Augenblase; *l* Linsenanlage, eine verdickte Stelle des Hornblattes mit einer Grube, der Linsengrube.

Stiel oder den späteren Sehnerven und treibt die untere Wand der Blase gegen die obere. Hierdurch entsteht unter und hinter der Linse ein besonderer Raum, der die neue Wucherung oder die Anlage des Glaskörpers enthält, und gewinnt so die primitive Augenblase eine eigentümliche Haubenform, welche Fig. 182 deutlich macht. Der Augenblasenstiel wird infolge dieser Wucherung bei Säugetieren von einem hohlen Cylinder, der er bis dahin war, zu einem abgeplatteten Gebilde, und schließlich biegt sich derselbe noch so um, dass er nach der Ventralseite zu eine Halbrinne enthält, während zugleich der frühere innere Hohlraum immer mehr schwindet. Denkt man sich Linse und Glaskörperanlage, sowie die Einstülpung in den Stiel der primitiven Augenblase weg, so würde die letztere nun wie ein gestielter doppeltblätteriger Becher erscheinen, an dessen einer Seite eine breite Spalte sich fände. Die Höhlung, zu der die erwähnte Spalte führt, ist natürlich nicht die ursprüngliche Höhlung der primitiven Blase, die mit der Hirnhöhle in Verbindung steht, sondern ein neues, an der Außenseite der ursprünglichen Blase entstandenes *Cavum*, für welches nun auch ein neuer Name, der der Höhle des Augapfels, nötig wird, während die eingestülpte primitive Blase die »sekundäre Augenblase« heißt (Fig. 182.) Im

Glaskörper.



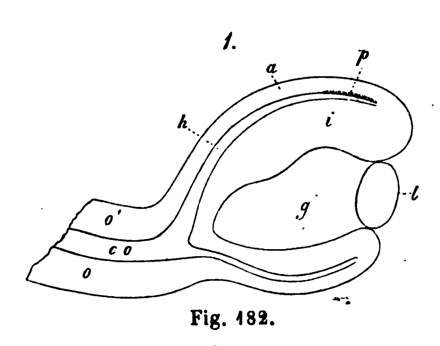


Fig. 182.

Höhle des Augapfels. Sekundäre Augenblase.

Fig. 182. Senkrechter Längsschnitt durch das Auge eines vier Wochen alten menschlichen Fötus in zwei Ansichten, die durch verschiedene Einstellung gewonnen wurden. 1. Ansicht der Schnittfläche selbst, die neben dem Eintritte des Sehnerven und der Augenspalte angelegt wurde. 2. Scheinbare Schnittfläche in der Gegend der Augenspalte. *o* untere Wand des platten, aber noch mit einer Höhlung *co* versehenen *Nervus opticus*, die in 2 mit *i*, der inneren Lamelle der sekundären Augenblase oder der Retina, in Verbindung steht, in 1 dagegen mit der äußeren Lamelle *a* derselben verbunden erscheint; *o'* obere Wand des Sehnerven; *p* Stelle der äußeren Lamelle der sekundären Augenblase, wo die Bildung des schwarzen Pigmentes schon begonnen hat; *l* Linse, deren Höhlung nicht dargestellt ist; *g* Glaskörper; *g'* Stelle, wo der Glaskörper durch die Augenspalte mit der in das Auge eindringenden Cutislage zusammenhängt. Vergr. 100.

weiteren Verlaufe nun verwächst die Spalte der sekundären Augenblase und des Augenblasenstieles oder die fötale Augenspalte, und erscheint dann die vorhin erwähnte Wucherung des Mesoderms als isoliertes *Corpus vitreum* und als bindegewebige Achse mit den *Vasa centralia* im Sehnerven. Die vordere Öffnung der sekundären Blase, in der die Linse liegt, wird bei den Vögeln von Anfang an nur von dem Hornblatte verschlossen, wogegen bei den Säugern auch eine dünne Mesodermlage vor der Linse vorbeigeht, die mit einer ähnlichen, die hinteren Teile der Linse umfassenden Lage zusammenhängt, welche Umhüllung der Linse von der uranfänglich zwischen der primitiven Augenblase und dem Ektoderm gelegenen Mesodermschicht abstammt, mit dem primitiven Glaskörper untrennbar zusammenhängt und mit demselben zusammen die Anlage der später zu beschreibenden gefäßhaltigen Kapsel der Linse darstellt. Aus den die sekundäre Augenblase von außen umschließenden Mesodermlagen, die bei Säugern mit der gefäßreichen Kapsel der Linse zusammenhängen, differenziert sich nach und nach eine besondere Faserhaut heraus, die später in Aderhaut und *Sclera* zerfällt, jedoch noch bevor diese letzte Sonderung vollendet ist, aus ihrem vorderen Teile die Hauptmasse der *Cornea* und die Iris hervortreibt.

Fötale Augenspalte.

§ 33.

Linse, Glaskörper.

Linse der Vögel.

Bei den Vögeln ist die Linsenbildung leicht zu verfolgen, und zeigt Fig. 181 nahezu den frühesten Zustand des Organes, in welchem dasselbe eine 0,026 mm dicke Stelle des Ektoderms darstellt, die in der Mitte eine leichte Einsenkung, die Linsengrube, besitzt. Diese Linsenanlage, die der Stellung der Kerne zufolge wie mehrschichtig erscheint und an der freien Fläche ebenso wie das Ektoderm eine einfache Lage ganz platter Schüppchen besitzt, wandelt sich nach und nach in eine Blase um, indem der Rand der Grube sich zusammenzieht, welchem Stadium Fig. 183 entnommen ist. Endlich schließt sich am dritten Tage die Öffnung, die in die Linsengrube führt, von welcher Fig. 183 noch den letzten, etwas exzentrisch gelagerten Rest zeigt, so dass dann die Linse eine fast gleichmäßig dicke rundliche Blase darstellt (Fig. 184).

Die weitere Entwickelung der Linse des Hühnchens ist anfangs ebenso wie bei den Säugetieren (s. unten). Auffallend und eigentümlich ist an dieser Linse später nur die Dicke der seitlichen Wand der Linsenblase, welche mit einer besonderen Bildung der fertigen Linse des Vogels in Zusammenhang steht.

Linse der Säugetiere.

Bei den Säugetieren entwickelt sich die Linse wesentlich wie beim Hühnchen, und zeigt Fig. 185 eine offene Linsengrube. Am zwölften Tage schnürt sich beim Kaninchen die Linse ab und erscheint dann auf kurze Zeit als eine überall gleich dicke Blase, wie Fig. 188

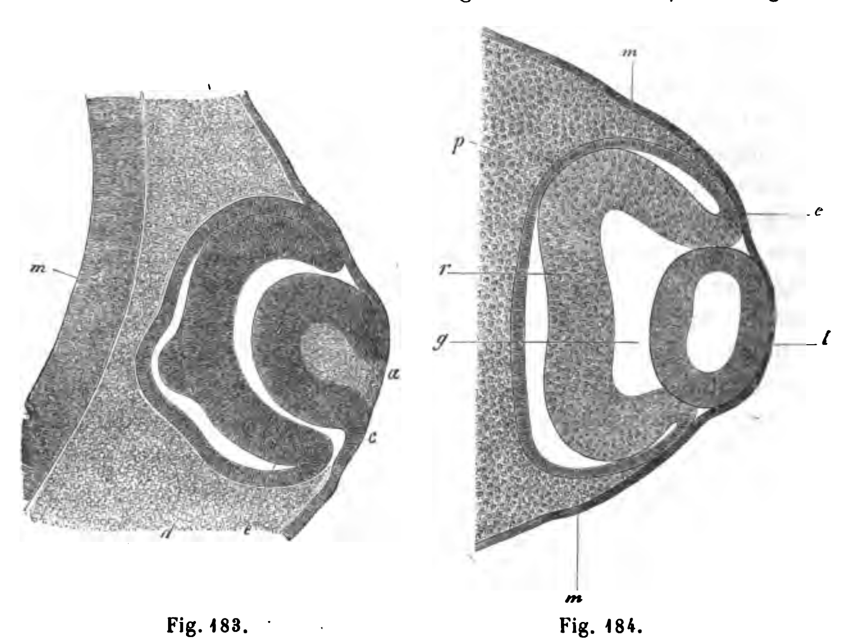


Fig. 183. Fig. 184.

eine solche vom Menschen zeigt. In weiterer Entwickelung wuchern die Zellen der hinteren Wand der Linsenblase und nimmt die Linse die Form an, welche Fig. 186 wiedergibt. Noch später zeigt die Linse die Verhältnisse der Fig. 187, und lässt sich aus diesen Figuren mit Leichtigkeit das Bildungsgesetz der fötalen Linse nachweisen. Es bilden sich nämlich die Zellen der hinteren Wand der fötalen Linsenblase alle in Fasern um in der Art, dass die mittleren Zellen am raschesten, die seitlichen weniger schnell wachsen, wodurch bewirkt wird, dass die ganze hintere Wand der Linsenblase in Gestalt einer kugeligen Warze sich

Fig. 183. Flächenschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom dritten Tage (Osmiumpräparat). Vergr. 143mal. *a* Linsengrube; *b* Wand der Linsenblase; *c* Zusammenhang derselben mit dem Hornblatte; *de* sekundäre Augenblase; *e* vordere Hälfte derselben (Retina); *d* hintere Hälfte derselben (Pigment); *m* Wand des Vorderhirnes. — Die warzenartige Wölbung an beiden Blättern der sekundären Augenblase scheint Wirkung des Reagens zu sein.

Fig. 184. Horizontalschnitt durch das Auge eines Hühnchens vom dritten Tage. Vergr. 106mal. *m* Mesoderm; *e* Ektoderm; *l* Linse (im *Diam. antero-posterior* dick 0,156 mm); *r* Retina, dick 0,07 mm; *p* Pigment; *g* Glaskörper.

erhebt, welche immer mehr in die Höhle der Blase vorspringt und schließlich dicht an die vordere Wand heranrückt, so dass dann die Höhle bis auf eine schmale Spalte verschwunden ist. Hierbei zeigen die aus den Epithelzellen der Linsenblase hervorgehenden Linsenfasern

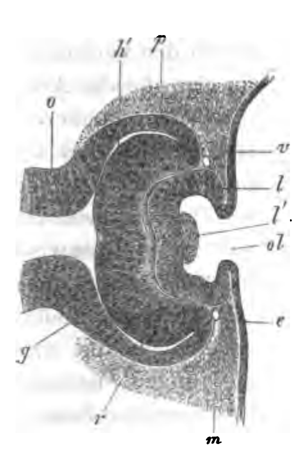


Fig. 185.

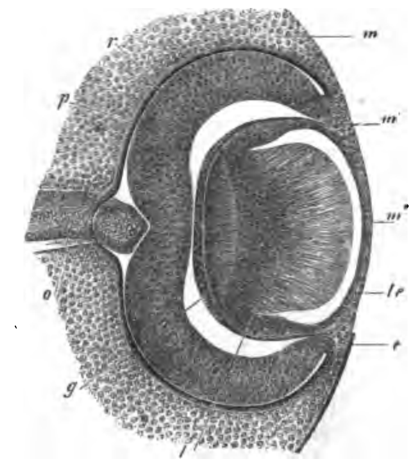


Fig. 186.

ganz bestimmte Anordnungen, und zwar verlaufen die in der Achse gelegenen Fasern ganz gerade nach vorn, während die seitlichen immer mehr sich krümmen in der Art, dass sie ihre Konkavität dem Äquator der Linse zuwenden. Diese Bogenfasern werden gegen den Linsenrand immer kürzer und gehen dann ganz allmählich wesentlich in derselben

Fig. 185. Horizontalschnitt durch das Auge eines Kaninchens von 12 Tagen und 6 Stunden. Vergr. 70mal. *o* Stiel der Augenblase mit weiter Höhlung; *h'* Rest der Höhlung der primären Augenblase; *p* proximale Lamelle der sekundären Blase (*Pigmentum nigrum*); *r* distale Lamelle (Retina); *g* Glaskörper; *l* Linsenblase, bei *ol* weit offen, im Grunde bei *l'* wie mit einer warzenförmigen Auflagerung; *m* Mesoderm mit *v*, einem Ringgefäße am vorderen Rande der sekundären Blase; *e* Ektoderm.

Fig. 186. Auge eines Kaninchens von 14 Tagen und 0,76 mm Breite im Horizontalschnitte. Vergr. 65 mal. *o* Opticus; *p Pigmentum nigrum; r* Retina; *g* Glaskörper. Zwischen beiden Teilen ein durch Schrumpfen des Glaskörpers entstandener Zwischenraum; *l* hintere dicke Wand der Linsenblase oder Anlage der Linse; *le* vordere dünne Wand der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel; zwischen beiden der Rest der Höhlung der Linsenblase; *m* Mesoderm um die sekundäre Augenblase herum, noch ohne Andeutung von *Sclera* und *Chorioidea; m'* Stelle, wo dieses Mesoderm mit der mesodermatischen Umhüllung der hinteren Wand der Linse oder dem Glaskörper zusammenhängt; *m''* dünne Mesodermlage vor der Linse, Anlage der Pupillarhaut und zum Teil auch der Cornea. Das Epithel vor dem Auge (späteres Konjunktivalepithel) ist bis auf einen kleinen Rest bei *e* abgefallen.

Weise in die Zellen der vorderen Wand der Linsenblase über, wie ich dies von Erwachsenen vor langer Zeit abgebildet habe (Mikr. Anat., Fig. 426).

Die fötale, gut ausgebildete Linse unterscheidet sich sehr wesentlich von dem fertigen Organe einmal dadurch, dass alle Linsenfasern Kerne besitzen, und zweitens durch den Verlauf der Fasern, die der Achse des Organes mehr oder weniger parallel von der hinteren zur vorderen Fläche ziehen. Der spätere konzentrisch blätterige Bau kommt dadurch zustande, dass nach und nach die jungen, neu sich anlagernden Fasern der Oberfläche der Linse parallel sich krümmen und die erstgebildeten Fasern überwuchern, so dass zuletzt die fötale Linse zum Kerne des fertigen Organes wird. Hierbei tritt dann auch die Bildung der Linsensterne ein, die unter der Voraussetzung, dass alle Linsenfasern eine gleiche Wachstumsgröße besitzen und gleich lang sind, im allgemeinen leicht verständlich ist, wenn auch auf die Erklärung der besonderen Form der Sterne für einmal verzichtet werden muss. Während dieser Umgestaltungen der Gesamtlinse ändern sich auch die Verhältnisse der Kerne der Linsenfasern. Anfangs sind dieselben, wie schon bemerkt,

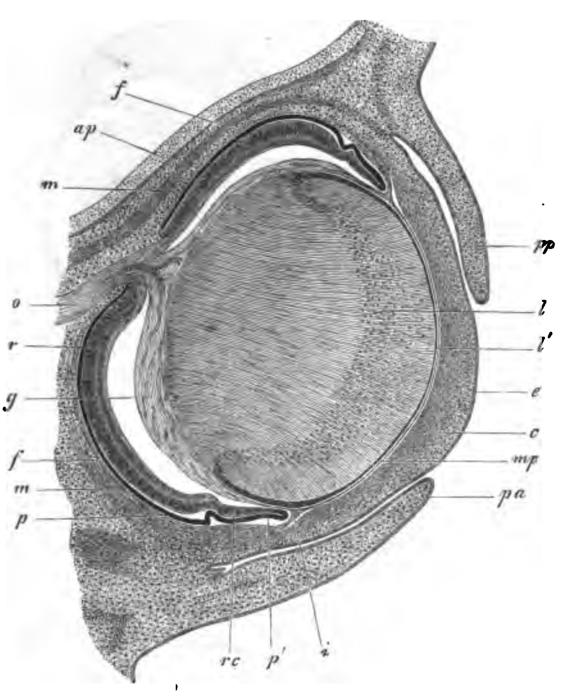


Fig. 187.

Fig. 187. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal. *o* Opticus; *ap Ala parva; m, m Musculi recti; o i Obliq. inferior; p Pigmentum nigrum; r* Retina; *f* Anlage der *Sclera* und *Chorioidea; rc Pars ciliaris retinae; p'* vorderer Rand der sekundären Augenblase oder Anlage des Irispigmentes; *g* Glaskörper, durch Schrumpfen von der Retina abgehoben, außer hinten, wo die *Art. capsularis* als Fortsetzung der *Art. centralis retinae* erscheint; *i* Iris; *mp Membrana pupillaris; c* Cornea mit Epithel *e; pa Palpebra superior; pp Palpebra inferior; l* Linse, 1,45 mm breit; *l'* Linsenepithel.

in allen Fasern vorhanden und liegen in der eben gebildeten Linse so, dass sie eine besondere Zone bilden, deren Gestalt aus den Figuren 186 und 187 deutlich hervorgeht. Später verkümmern die zentralen Kerne, so dass die fertige Linse nur noch in ihren Randschichten solche zeigt.

Linsenkapsel.

Die strukturlose Linsenkapsel ist entweder eine Kutikularbildung und wird von den Linsenzellen abgesondert oder es stammt dieselbe vom mittleren Keimblatte und stellt die äußerste Begrenzungslage desselben gegen die epidermoidale Linse dar.

Linse des Menschen.

Von den ersten Zuständen der Linse des Menschen sind beobachtet: 1) eine offene Linsengrube bei Embryonen der dritten und vierten Woche von Kessler und mir (Würzb. Festschrift zum Züricher Jubiläum), 2) eben abgeschnürte hohle Linsen, von 0,13 bis 0,16 mm (His, Bambeke, ich) bei Embryonen der vierten Woche, 3) hohle Linsen von 0,35 mm mit beginnender Verdickung der hinteren Wand bei einem Embryo von 15 mm der fünften bis sechsten Woche. Bei Embryonen der achten Woche ist die Linse schon gut angelegt, ohne Spur der früheren Höhlung, 0,43—0,54 mm groß.

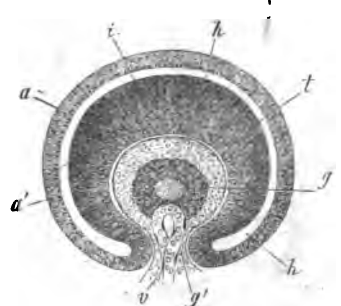


Fig. 188.

Die Linse des älteren menschlichen Fötus vom fünften Monate an und die des Neugeborenen hat einen dreistrahligen Linsenstern. Die Linsenkapsel misst beim Neugeborenen an ihrer vorderen Wand 7,6—8,1 μ.

Bildung des Glaskörpers.

Zu derselben Zeit, in welcher die Linse sich anlegt, erscheinen auch die ersten Spuren des Glaskörpers. Während nämlich von vorn her die Linse sich gegen die primitive Augenblase heranbildet, geschieht dies nahezu gleichzeitig auch von unten her durch einen Fortsatz oder eine Wucherung des Mesoderms, die man nicht unrichtig als der Cutis und dem subkutanen Gewebe angehörig bezeichnen kann, wenn auch das mittlere Keimblatt um diese Zeit am Kopfe noch gar keine Unterabteilungen zeigt. Anfänglich erscheint dieser Fortsatz in Gestalt einer

Fig. 188. Vordere Hälfte eines frontal durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, von der Schnittfläche aus gesehen, 100mal vergr. *l* Linse mit einer zentralen Höhle; *g* Glaskörper, durch einen Stiel *g'*, der durch die Augenspalte hindurchdringt, mit der Haut unterhalb des Auges verbunden; *v* Gefäßschlinge, die in diesem Stiele in das Innere des Glaskörpers eindringt und hinter der Linse liegt; *i* innere Lamelle der sekundären Augenblase oder Retina; *a* äußere Lamelle derselben, die bei *a'* schon Pigment in ihren Zellen enthält und zur Pigmentlage der *Chorioidea* sich gestaltet; *h* Zwischenraum zwischen beiden Lamellen oder Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

kurzen und schmalen Leiste, welche unmittelbar hinter und unter der Linse die untere Wand der primitiven Blase gegen die obere drängt. bald aber wuchert dieser Fortsatz, mit Ausnahme seiner Abgangsstelle vom Mesoderm, zu einem massigeren Gebilde heran, welches im allgemeinen die Form einer mehr oder weniger dicken, vorn und unten offenen Kugelschale besitzt, mit andern Worten, in seiner Gestalt derjenigen der Höhlung der sekundären Augenblase entspricht, wenn man den Raum abzieht, den die Linse erfüllt. Mit dem äußeren Mesoderm hängt der Glaskörper so lange zusammen, als der enge Zugang zur Höhlung der sekundären Augenblase, der die fötale Augenspalte heißt, offen ist. Sobald jedoch diese sich geschlossen hat, erscheint die sekundäre Augenblase als ein Becher, der in seinem Innern den Glaskörper und an seiner Mündung die Linse enthält. Von diesen Vorgängen kann man sich sowohl bei den Vögeln als bei den Säugetieren überzeugen, doch ergeben sich zwischen diesen beiden Tierabteilungen insofern bemerkenswerte Unterschiede, als einmal bei den Säugetieren auch der Sehnerv in ansehnlicher Länge eingestülpt wird, während bei den Vögeln ein solcher Vorgang nur an der Eintrittsstelle desselben ins Auge statthat, und zweitens der eben gebildete Glaskörper der Säuger zellige Elemente enthält, die demjenigen der Vögel ganz fehlen. Von den Vögeln ist noch zu bemerken, dass die Augenblasenspalte auch von außen am Auge zu bemerken ist, wie Fig. 53 zeigt.

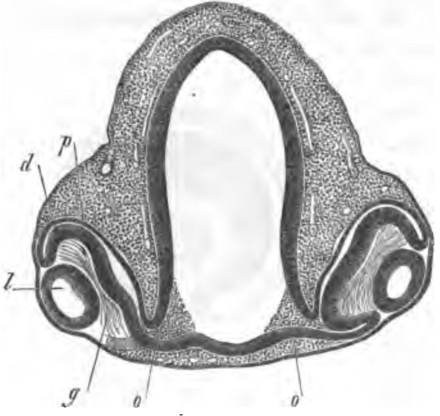


Fig. 189.

Glaskörper des Menschen.

In betreff des Menschen sind ältere und neuere (l. s. c.) Erfahrungen von mir auch jetzt noch die einzig vorliegenden. Bei einem vier Wochen alten Embryo war an Frontalschnitten (Fig. 190) die Einstülpung der primitiven Augenblase hinter der Linse und der von außen eindringende Mesodermfortsatz deutlich zu sehen. Dasselbe zeigt auch Fig. 188, welche den vorderen Abschnitt desselben Auges von der hinteren Seite gesehen zugleich mit der Linse wiedergibt. In beiden Figuren stellt *i*

Fig. 189. Frontalschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von drei Tagen und sechs Stunden in der Augengegend, etwa 40mal vergr. *o* Augenblasenstiel am Zwischenhirn; *p* proximale, *d* distale Wand der sekundären Augenblase; *l* Linse; *g* Glaskörper.

die innere dickere und *a* die äußere dünnere Lamelle der eingestülpten primitiven Blase dar, die an der Augenspalte ineinander übergehen. Der Glaskörper *g* erscheint im Umkreise kreisrund, von etwa 0,17 mm Durchmesser und steht durch einen am vorderen Segmente breiteren, am hinteren schmäleren Stiel *g'* oder besser durch eine Leiste mit der das Auge von unten her begrenzenden Mesodermlage im Zusammenhang. Im vorderen Segmente drang durch diesen Stiel ein Gefäß in den Glaskörper ein und endete im unteren Dritteile desselben mit einer Schlinge, eine Bildung, die kaum anders denn als erste Andeutung der Glaskörpergefäße zu deuten ist. Der Glaskörper selbst sah bei schwächeren Vergrößerungen körnig, bei stärkeren wie aus kleinen Zellen zusammengesetzt aus. Zur Vervollständigung dieser Erfahrungen können die in Fig. 182 dargestellten sagittalen Durchschnitte des andern Auges desselben menschlichen Embryo dienen, die, wenn sie auch von Säugetieraugen desselben Stadiums durch die Größe des Glaskörperraumes abweichen und wahrscheinlich etwas verändert sind, doch als die einzigen, die wir vom Menschen haben, von Wert sind und die Hauptverhältnisse deutlich erkennen lassen. Fig. 182 *1* ist leicht verständlich und zeigt einfach die eingestülpte primitive Augenblase mit Linse und Glaskörper so, wie sie erscheinen, wenn der Schnitt neben der Augenspalte und dem Sehnerven durchgeht. Fig. 182 *2* dagegen stellt einen Schnitt mitten durch den Sehnerven und die Augenspalte dar, an welchem somit eine untere Begrenzung der sekundären Augenblase fehlt, indem der Glaskörper hier unmittelbar in das mittlere Keimblatt übergeht. Neue Erfahrungen haben mir ergeben, dass der Glaskörper von unten und vorn in das Auge sich hineinbildet und reichlich mit Zellen versehen ist. Wie in dem geschilderten Embryo war derselbe auch bei zwei andern Embryonen der vierten Woche noch nicht abgeschnürt. In keinem dieser Fälle waren die am Opticus eindringenden Gefäße des Organes bereits mit denen vor dem Auge in Verbindung.

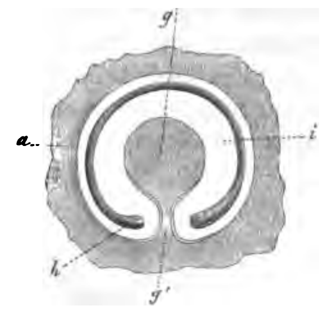


Fig. 190.

Tunica vasculosa lentis.

Ich wende mich nun zur Schilderung der Gefäße des Glaskörpers und der Linse oder den Bildungen, die man bisher als *Tunica vasculosa*

Fig. 190. Hintere Hälfte des senkrecht durchschnittenen Auges eines vier Wochen alten menschlichen Embryo (desselben Auges, das in Fig. 188 dargestellt ist), bei auffallendem Lichte von vorn betrachtet, 64mal vergr. *a* äußere Lamelle der sekundären Augenblase (Pigmentschicht); *i* innere Lamelle derselben (Retina); *g* Glaskörper; *g'* Stiel desselben in der Augenspalte; *h* Rest der Höhle der primitiven Augenblase.

lentis bezeichnet hat, welche Gefäße für das menschliche und Säugetierauge bezeichnend und offenbar für die Bildung des Glaskörpers und der Linse von großer Wichtigkeit sind, während sie bei den Vögeln fehlen. Nehmen wir als Ausgangspunkt für die Schilderung der *Tunica vasculosa lentis* eine spätere Zeit, in der alle Teile derselben gut ausgeprägt sind, so finden wir folgendes. Die große und so dicht an der Hornhaut anliegende Linse, dass von einer vorderen Augenkammer eigentlich noch keine Rede sein kann, ist nach außen von ihrer *Membrana propria* (*l*) von einer dichten Gefäßschicht umschlossen, welche als

Membrana capsularis.

Membrana capsularis sich eng an die hintere Fläche des Organes

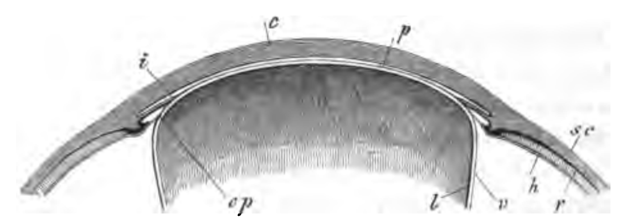


Fig. 191.

anschließt (*v*), dann am Rande der Linse auf die vordere Fläche umbiegt (*Membrana capsulo-pupillaris*) und schließlich als *Membrana pupillaris* zwischen Iris und Linse, die ebenfalls dicht beisammen liegen, bis zum Irisrande nach vorn verläuft (*cp*), woselbst sie mit der Iris zusammenhängt und der Cornea dicht anliegend das Sehloch verschließt (*p*).

Membrana capsulo-pupillaris. Membrana pupillaris.

Gefäße der *Tunica vaculosa lentis.*

Die Gefäße der *Tunica vasculosa lentis* zeigen folgendes Verhalten: Die *Arteria centralis retinae* gibt beim Eintritte in den *Bulbus* eine kleine Arterie, die *Art. hyaloidea s. capsularis* ab, welche in dem sogenannten *Canalis hyaloideus*, der mit der *Area Martegiani* beginnt, durch den Glaskörper gegen die Linse verläuft. Etwas hinter der letzteren und gewöhnlich nicht ganz in der Mitte, sondern der unteren Seite näher spaltet sich dieselbe pinselförmig in Äste, welche an der hinteren

Fig. 191. Vorderer Teil des halbierten, 10,5 mm großen Auges eines Kalbsembryo, vergr. *l* strukturlose Linsenkapsel; *v* hinterer Teil der gefäßhaltigen Kapsel der Linse; *cp Membrana capsulo-pupillaris; p Membrana pupillaris; h M. hyaloidea* und Fortsetzung derselben in die *Zonula Zinnii*, die mit der *M. capsulo-pupillaris* sich vereint. Die hintere Wand des Petitschen Kanales wurde nicht gesehen und ist daher nicht gezeichnet; *r* Retina; *sc Sclerotica* und *Chorioidea; i* Iris; *c* Cornea, ohne Conjunctiva dargestellt. — Alle Zwischenräume zwischen der Linse und ihrer gefäßreichen Kapsel, sowie zwischen dieser und der Iris und Cornea und zwischen diesen beiden Teilen selbst sind *in natura* nicht da und mussten der Deutlichkeit wegen gezeichnet werden.

Wand der Linse hautartig sich ausbreiten. Nach allen Seiten strahlen hier unter spitzwinkeligen Teilungen, welche sich vielfach wiederholen, die kleinen Ästchen der *Arteria capsularis* aus und gehen endlich am Äquator der Linse in eine große Menge feiner paralleler Zweigelchen aus (Fig. 192). Verfolgt man diese weiter, so findet sich, dass dieselben um den Rand der Linse herum in den vorderen Teil der Gefäßhaut der Linse, d. h. in die *Membrana capsulo-pupillaris* und *pupillaris* übergehen und hier mit andern Gefäßen, die von der Iris in die Pupillarhaut übergehen, sich vereinen. Von vorn gesehen erscheint das Gefäßnetz in folgender Weise (Fig. 193). An der Stelle der Pupille bemerkt

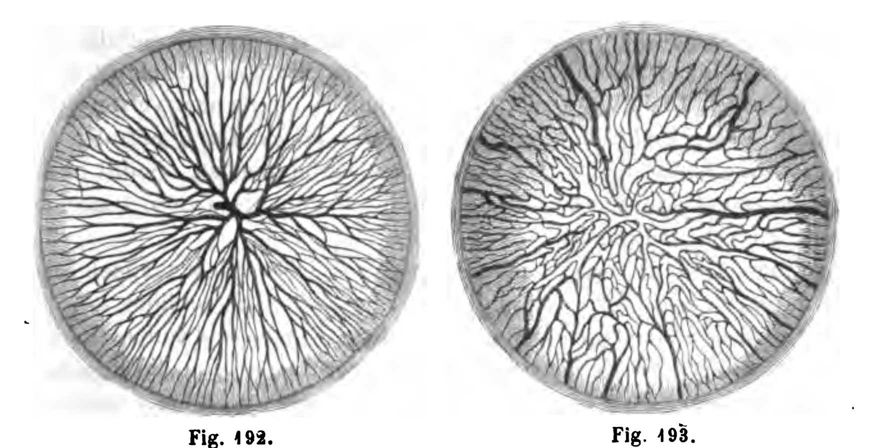


Fig. 192. Fig. 193.

man eine zarte durchsichtige Membran mit zahlreichen radiären Blutgefäßen. Die feineren unter denselben, deren Zahl überwiegt, sind alle Fortsetzungen der Äste der *Arteria capsularis*, die gröberen dagegen stammen von den Irisgefäßen ab, bilden jedoch mit den andern überall reichliche Anastomosen, jedoch ohne wirkliche Kapillarnetze zu erzeugen, wobei die Mitte entweder von Gefäßen frei bleibt (Fig. 193) oder nicht. Manche dieser Irisgefäße der Pupillarhaut tragen sehr bestimmt den Charakter von Venen an sich, und ist wohl kaum zu bezweifeln, dass das Blut der *Arteria capsularis* durch die Venen der Iris abfließt, da diese Arterie, soviel man weiß, von keinen Venen begleitet wird.

Die Gefäße der fötalen Linse werden als in einer besonderen Membran liegend beschrieben und das Ganze auch als selbständige Hülle

Fig. 192. Ausbreitung der *Art. hyaloidea* an der hinteren Kapselwand der Linse einer neugeborenen Katze. Nach einer Injektion von Thiersch.

Fig. 193. Gefäße des vorderen Abschnittes der gefäßreichen Membran der Linse (*M. capsulo-pupillaris et pupillaris*) einer neugeborenen Katze. Nach einer Injektion von Thiersch.

der Linse aufgefasst, doch entspricht dies für entwickeltere fötale Augen dem wirklichen Sachverhalte nicht. Einmal ist nur bei der *Membrana pupillaris* eine wirkliche Membran als Grundlage der Gefäßausbreitung vorhanden und auch mit Leichtigkeit nachzuweisen, wogegen eine *Membrana capsularis* und *capsulo-pupillaris*, welche letztere übrigens besser nicht als besonderer Teil unterschieden wird, als solche nicht existiert und die Gefäße hier einfach von den vordersten Teilen des Glaskörpergewebes getragen werden. Es ist daher in dieser Gegend die sogenannte gefäßhaltige Kapsel nichts weniger als eine selbständige Bildung, und da die *Membrana pupillaris* auch mit der Anlage der äußeren *Tunica vasculosa oculi* verbunden ist, so ergibt sich hieraus der wirkliche Sachverhalt, dass nämlich der Glaskörper und die Gefäße desselben zur Linse zusammengehören und den hinteren Abschnitt einer gefäßhaltigen Umhüllung der Linse bilden, während der vordere Abschnitt dieser Umhüllung oder die *Membrana pupillaris* mit der das ganze Auge umhüllenden Mesodermschicht verbunden ist. Somit bildet die ganze gefäßhaltige Umhüllung der Linse und die *Tunica vasculosa oculi* eine höhere Einheit.

Zum richtigen Verständnisse der gefäßreichen Linsenkapsel habe ich nun noch anzuführen, dass dieselbe, bevor die Iris gebildet ist, mit ihrer vorderen Wand ganz genau einerseits der Linse und anderseits der Cornea anliegt. Sowie aber die Iris hervorwächst, scheint die Pupillarhaut mehr vom Rande der Iris auszugehen, obschon sie immer noch mit dem Glaskörper zusammenhängt. Nichtsdestoweniger liegt auch nach dem Hervorsprossen der Iris die *Membrana capsulo-pupillaris* und *pupillaris* der Linse genau an und fehlt eine hintere Augenkammer ganz und gar. Ja es fehlt selbst die vordere Augenkammer beim Fötus bis gegen das Ende der Schwangerschaft, zu welcher Zeit sie ganz langsam sich entwickelt, und liegt daher die Linse auch später dicht an der Cornea, nur durch die Pupillarhaut von ihr getrennt.

Bedeutung der gefäßhaltigen Umhüllung.

Die gefäßhaltige Umhüllung der Linse hat die Aufmerksamkeit der Anatomen und Ärzte schon lange auf sich gezogen und ist es besonders die Pupillarmembran gewesen, welche das Interesse deshalb erregte, weil sie in gewissen Fällen beim neugeborenen Kinde noch existiert und die sogenannte angeborene Verschließung der Pupille (*Atresia pupillae congenita*) bewirkt. Die praktische Seite dieser Angelegenheit führte dann zu einer genaueren Untersuchung der Pupillarhaut, sowie überhaupt der ganzen gefäßhaltigen Kapsel, in welcher Beziehung noch folgendes zu sagen ist. Die gefäßhaltige Kapsel erhält ihre Gefäße schon im zweiten Monate des Embryonallebens und zeigt dieselben von da an bis zum sechsten und siebenten Monate aufs zierlichste entwickelt. Von

da an beginnt der Schwund derselben und in der *Membrana pupillaris* auch eine Resorption der sie tragenden bindegewebigen Haut, die jedoch, wenn man die Angaben aller Autoren zusammenfasst, an keine ganz bestimmte Zeit gebunden ist, so dass sich nur so viel sagen lässt, dass in der Regel beim Neugeborenen von der ganzen Bildung entweder gar nichts oder nur am Rande der Iris befindliche Reste von Gefäßen sich vorfinden. — Die physiologische Bedeutung der gefäßreichen Umhüllung der Linse anlangend, so unterliegt es mir keinem Zweifel, dass dieselbe als eigentliches Ernährungsorgan der Linse anzusehen ist. Nach HUSCHKE (Eingeweidelehre, S. 786) wiegt die Linse beim sechzehn Wochen alten Kinde 123 mg und beim Erwachsenen nur 67 mg mehr, nämlich 190 mg, woraus hinreichend ersichtlich ist, dass nach der Geburt ihr Wachstum ein ungemein langsames ist.

Entwickelung der gefäßreichen Kapsel.

Die Entwickelung und anatomische Bedeutung der gefäßreichen Kapsel der Linse betreffend, bemerke ich folgendes. Zur Zeit, wo die Linsengrube und Linsenanlage beim Embryo des Menschen und Kaninchens sichtbar wird, befindet sich zwischen letzterer und der sich einstülpenden primitiven Augenblase eine dünne Mesodermschicht. Wenn nun die Linse sich abschnürt, so kommt diese Lage mit in das Innere des Auges zu liegen und schließt sich zugleich vor der Linse zu einem besonderen Blatte, und es fragt sich nun, welche Stellung diese Lagen zum Glaskörper und zur Pupillarhaut einnehmen, in welcher Beziehung sich folgendes ergibt.

Die Mesodermschicht, die wir als Glaskörperanlage bezeichnen, und die von der Linse mitgenommene Lage bilden ein zusammenhängendes Blatt (Fig. 186 *g*), das genau die eigentümliche Becherform der sekundären Augenblase wiederholt, am Äquator der Linse bei *m'* mit der vor der Linse befindlichen und an der Außenfläche das Auge umhüllenden Mesodermschicht *m''* in Verbindung steht und außerdem auch an der unteren Seite des Auges, an der sogenannten Augenspalte, mit derselben sich vereint. Sieht man von diesen Verbindungen ab, so kann man auch sagen, es bilde die Glaskörperanlage und das mit der Linse sich abschnürende Mesoderm eine besondere Kapsel um die Linse, und diese Auffassung ist auch in der That für die Säugetiere vollkommen begründet, indem bei ihnen anfänglich noch kein echter gallertiger Glaskörper, sondern nur eine zusammenhängende gefäßhaltige Hülle um die Linse sich vorfindet, welche nichts anderes als die oben geschilderte *Tunica vasculosa lentis* ist.

Zur Begründung dieser Aufstellung, welche den Glaskörper und den hinteren Teil der gefäßhaltigen Linsenkapsel (die sogenannte *Membrana capsularis*) als eine einheitliche zusammengehörige Bildung erklärt, diene

folgendes. Beim Menschen und bei den Säugetieren beginnt die Glaskörperbildung mit dem Hereinwuchern einer Lage echten zelligen Mesoderms, wie dasselbe überall um die Augenanlage herum gefunden wird. und gleichzeitig entwickeln sich auch Gefäße in dieser Schicht. Bald wuchern diese von der *Arteria centralis retinae* abstammenden Gefäße stärker und entwickelt sich rasch ein die ganze hintere Hälfte der Linse umfassendes Gefäßnetz, womit dann die Anlage der *Membrana capsularis* gegeben ist (Fig. 194 *g*). Am Rande der sekundären Augenblase gehen die Gefäße der Kapsularhaut in die die Linse vorn bedeckende Mesodermschicht über und geben so zur Entstehung der Pupillarhaut als vorderer Ergänzung der gefäßhaltigen Linsenkapsel Veranlassung (Fig. 194 *mp*). Gleichzeitig entwickeln sich aber auch Gefäße an der äußeren Fläche der sekundären Augenblase, welche am Rande derselben mit denen der Pupillarhaut sich verbinden und mit der sie tragenden Mesodermschicht die erste Anlage der Aderhaut und Iris darstellen (*ch c*, *i*). Diesem Verhalten zufolge könnte man auch sagen, es sei um diese Zeit die sekundäre Augenblase samt der Linse von einer äußeren gefäßhaltigen Hülle umgeben, welche am Äquator der Linse ein Blatt in das Auge hinein zwischen Linse und Anlage der Netzhaut (dem vorderen Blatte der sekundären Blase) abgebe.

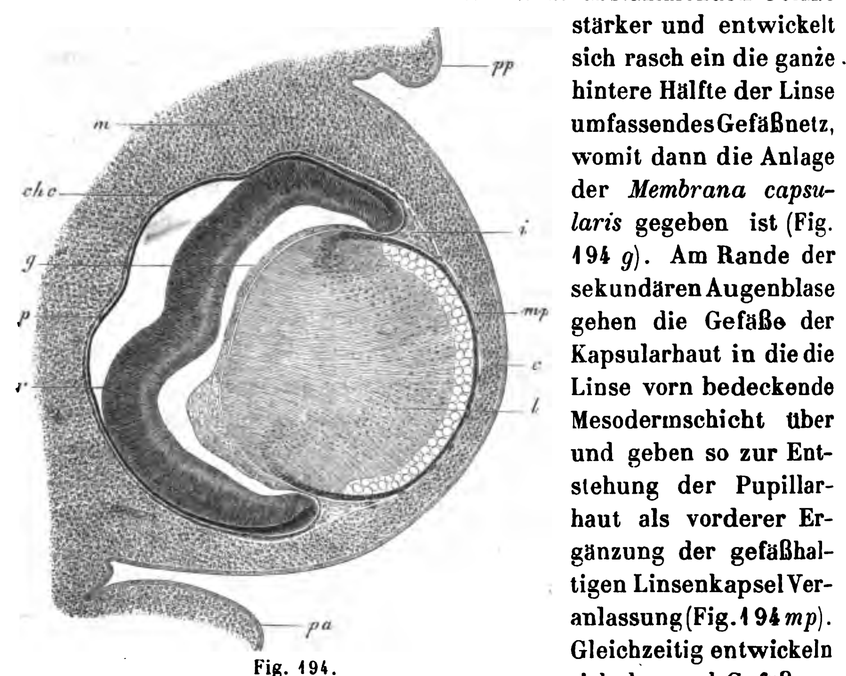


Fig. 194.

Mit dieser Behauptung wird allerdings die gefäßhaltige Linsen-

Fig. 194. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 23 mm. Vergr. etwa 42mal. *pp* hinteres unteres Augenlid; *pa* vorderes oberes Augenlid; *m* Mesoderm um das Auge herum noch ohne Differenzierung; *c* Anlage der Hornhaut samt deren Epithel; *mp Membrana pupillaris;* *i* Irisanlage; *ch c* Choriocapillarisanlage; *g* Glaskörper; *p Pigmentum nigrum* oder proximale Lamelle der sekundären Augenblase; *r* distale Lamelle derselben, vorwiegend Netzhaut.

kapsel ihrer bisher behaupteten Selbständigkeit beraubt und mit Recht, denn nach den Kenntnissen, die wir jetzt über das Auge haben, ist dieselbe nur als Teil eines umfassenden, der Ernährung und dem Wachstume des embryonalen Auges dienenden Apparates anzusehen, wenn auch der Name aus Bequemlichkeitsrücksichten beibehalten werden kann.

Wir kehren nun zum eben gebildeten Glaskörper oder zur primitiven *Membrana capsularis* zurück, der, wie wir oben sahen, anfangs nichts als eine dünne gefäßhaltige Haut darstellt, die als eine Lage embryonaler Bindesubstanz mit Gefäßnetzen anzusehen ist.

In weiterer Entwickelung wuchern die Gefäße dieser Schicht immer weiter, während zugleich auch die Zwischensubstanz des sie tragenden Gewebes oder die Glaskörpergallerte zunimmt, und bilden sich dieselben schließlich in die oben geschilderten, an der hinteren Seite der Linsenkapsel sich ausbreitenden Gefäße um, indem sie wie in eine Ebene sich zusammendrängen und dann auch von einem längeren, mitten durch den Glaskörper verlaufenden Stämmchen, der *Arteria capsularis*, versorgt werden.

Außer diesen Gefäßen entwickelt nun aber der Glaskörper bei gewissen Säugern (Katze, Hund, Rind, Schaf, Kaninchen) und beim Menschen gleichzeitig mit den Linsengefäßen noch eine Gefäßausbreitung, die in den oberflächlichsten Lagen des Glaskörpers liegt und vom Anfange der *Arteria capsularis* oder, wenn man will, von der *Arteria centralis retinae* gleich nach ihrem Eintritte aus dem *Opticus* in den Glaskörper abstammt, wobei jedoch zu bemerken ist, dass dieses Gefäß um diese Zeit gar keine Äste an die Netzhaut und den *Opticus* abgibt. Indem nun diese eigentlichen Glaskörpergefäße (*Vasa hyaloidea propria*, Fig. 195 *hp*) in den äußersten Lagen des Glaskörpers vor der *Limitans retinae* nach vorn ziehen, bilden sie ein anfangs lockeres, später immer dichteres Maschennetz und enden vorn in der Gegend des Äquators der Linse oder der späteren *Zonula Zinnii* in Verbindung mit den Linsenkapselgefäßen (der Ausbreitung der *Art. capsularis*), mit denen sie auch weiter hinten hier und da durch Gefäße, die den Glaskörper durchsetzen, anastomosieren.

Eigentliche Glaskörpergefäße.

Aus diesen Glaskörpergefäßen, die bei älteren Embryonen wie in einer besonderen, den Glaskörper umgebenden Haut ihre Lage haben und ein immer dichteres Maschennetz bilden, entwickeln sich später die Retinagefäße, doch ist der genauere Vorgang bei der Bildung der letzteren immer noch unerforscht und weiß man nur so viel, dass später, während die Retina Gefäße erhält, die *Vasa hyaloidea propria* schwinden.

Was von der primitiven hinteren Wand der gefäßhaltigen Linsenkapsel gilt, dass dieselbe eine Mesodermschicht sei und in einer Grund-

lage einfacher Bindesubstanz ihre Gefäße trage, das gilt auch von der *Membrana pupillaris*, mit dem Bemerken jedoch, dass zellige Elemente in dieser sehr dünnen Haut allerdings spärlich sind, so dass in Durchschnitten dieser Haut oft gar keine und immer nur wenige solcher Ele-

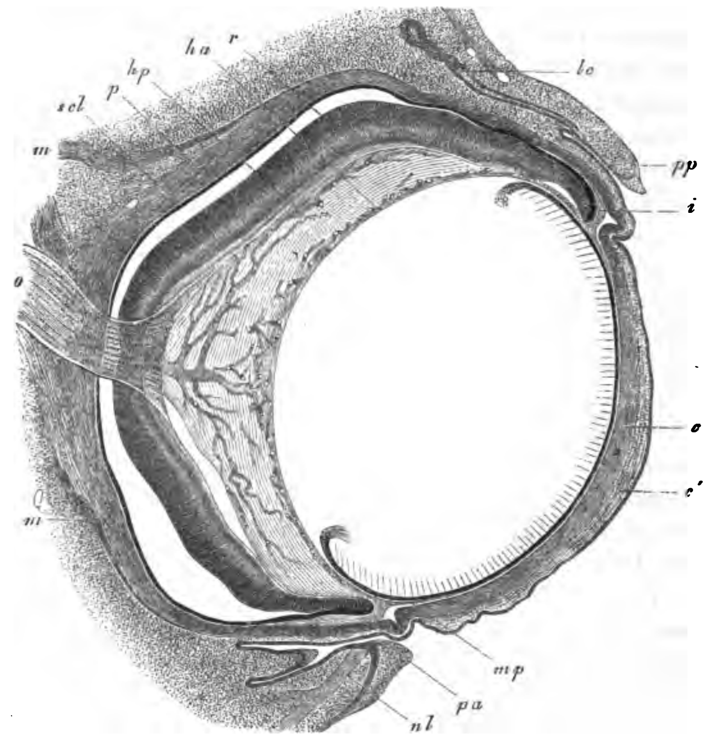


Fig. 195.

mente sich finden. Außerdem hebe ich noch besonders hervor, dass diese Haut als Membran und nicht als einfache Gefäßausbreitung lange vor der Zeit vorhanden ist, in der die Cornea und Iris samt der vorderen Augenkammer sich ausbilden, und dass es daher unmöglich ist, mit Kessler ihre häutige Grundlage einzig und allein vom Irisendothel

Fig. 195. Horizontalschnitt durch das Auge eines Rindsembryo von 3,5 cm. Vergr. etwa 30mal. *o Opticus* (die Punkte und Striche bedeuten die Kerne der Stützsubstanz); *ha Vasa hyaloidea anteriora s. capsularia; hp Vasa hyaloidea propria s. posteriora; p Pigmentum nigrum; r* Retina mit der Ausbreitung des Opticus an ihrer inneren Oberfläche; *m Musculi recti; scl Sclera; lc* Anlage der Thränendrüse; *pp* hintere Augenlidkommissur; *pa* vordere Augenlidkommissur; *nl Canaliculus lacrymalis; mp Membrana pupillaris; i* Iris; *c* Cornea, tiefe Lage (sklerale Schicht); *c'* Cornea, oberflächliche kutane Lage mit dem Epithel. Die Falte einwärts der *Commissura medialis* der Lider ist die *Plica semilunaris* (*Membrana nictitans*).

abzuleiten, welches auf die Gefäßausbreitung der *Membrana pupillaris* sich fortsetzte.

Der Glaskörper hat anfänglich keine andere Begrenzungshaut als die *Limitans interna retinae*, die am Rande der sekundären Augenblase in die äußere Begrenzung des *Pigmentum nigrum* übergeht. Eine besondere *Hyaloidea* bekommt derselbe erst von der Zeit der Ausbildung der *Zonula Zinnii* und der Ablösung und dem Verschwinden der *Vasa hyaloidea propria* an, was beim Menschen noch vor der Geburt statthatt. *Limitans interna.*

Die Fasern der *Zonula Zinnii* entstehen im Glaskörper und in der Glashaut durch histologische Differenzierung und werden beim Menschen im vierten Monate deutlich. *Zonula Zinnii.*

§ 34.

Faserhaut und Gefäßhaut des Auges.

Beide diese Häute entwickeln sich aus dem mittleren Keimblatte, welches die Augenanlage umgibt, und sind in Augen von dem Entwickelungszustande, wie derjenige Fig. 184, noch nicht angelegt. Die Aderhaut mit Ausschluss des *Pigmentum nigrum* und die *Sclera* machen hinsichtlich ihrer Entwickelung keine Schwierigkeiten und sind einfach Differenzierungsprodukte aus den umgebenden Mesodermschichten oder den Kopfplatten von Remak, wogegen die Iris und auch die Hornhaut wesentlich als Neubildungen anzusehen sind, welche uranfänglich vor der Linse fehlen und aus dem am Rande der sekundären Augenblase befindlichen Teile der Kopfplatten zu einer Zeit sich hervorbilden, in welcher die letzteren noch nicht deutlich in *Sclera* und *Chorioidea* zerfallen sind. An der Bildung der Iris beteiligt sich auch der vordere Rand der sekundären Augenblase und liefert derselbe mit seinen beiden Blättern das Irispigment. Allgemeines.

Gehen wir nun zu Einzelheiten über und betrachten wir zuerst die Entwickelung der *Cornea*. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse beim Hühnchen. Wie wir oben schon sahen, nimmt bei den Vögeln die Linse bei ihrer Abschnürung keinen Teil des mittleren Keimblattes mit (Fig. 183) und ist daher auch die ebengebildete Linse nur vom Ektoderm bedeckt (Fig. 184). In diesem Falle reicht das mittlere Keimblatt nur bis an den Rand der sekundären Augenblase heran und besitzt somit vor der Linse eine kreisförmige Unterbrechung oder Lücke. Dieser Zustand dauert jedoch nicht längere Zeit, denn schon am vierten Tage beginnt das Mesodermgewebe zwischen Linse und Ektoderm hereinzuwachsen (Fig. 196), um bald zu einer vollständigen Zwischenschicht zwischen diesen Teilen sich zu gestalten, bei welchem Vor- Hornhaut.

gange die Grundsubstanz des Mesoderms an beiden Seiten der Cornea-anlage in Gestalt strukturloser Lagen auftritt, von denen die distale stärker ausgebildet ist.

Hornhaut der Säugetiere.

Die Entwickelung der **Hornhaut der Säugetiere** zeigt folgende Stufen. Während vor der Linsenbildung eine dünne Mesodermschicht

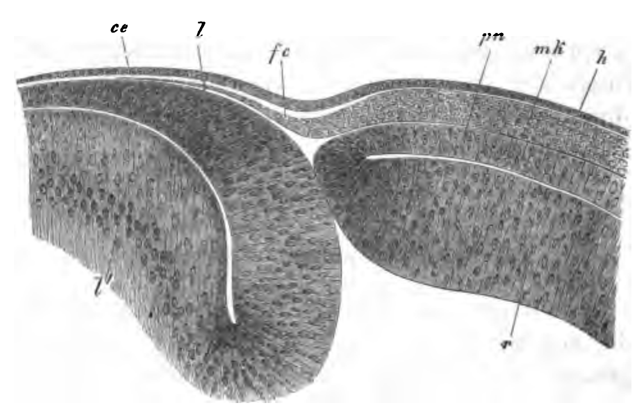


Fig. 196.

zwischen der primären Augenblase und dem Ektoderm ihre Lage hat, tritt während der Abschnürung der Linse ein Zustand ein, in dem vielleicht während einer ganz kurzen Zeit unmittelbar vor der Mitte der Linse eine Mesodermlage fehlt. Sofort entwickelt sich diese auch hier, und ist die abgeschnürte Linse wiederum von einer dünnen Lage Mesoderm bedeckt, welche in erster Linie die Anlage der Pupillarhaut ist, jedoch offenbar auch die ersten Lineamente der Hornhaut in sich schließt. In weiterer Entwickelung verdickt sich die erste gemeinschaftliche Anlage der Pupillarhaut und der Hornhaut rasch (Fig. 197), vielleicht unter Mitbeteiligung von Einwanderungen von Zellen vom Rande her, und scheidet sich dann in zwei Lagen (Fig. 194), von denen die eine ganz dünne, gefäßreiche die Pupillarhaut und die andere die bleibende Hornhaut ist, und noch später tritt dann zwischen diesen beiden Schichten eine Spaltlücke mit endothelialer Auskleidung, die **vordere Augen-**

Vordere Augenkammer.

Fig. 196. Vorderster Teil der Augenanlage eines Hühnerembryo von vier Tagen. Vergr. 216mal. *l* vordere Wand der Linsenblase; *l'* hintere Wand derselben oder Linse, nicht ausgezeichnet; *ce* Epithel der Cornea; *fc* Faserlage der Cornea, Fortsetzung des um die sekundäre Augenblase gelegenen mittleren Keimblattes *mk*, mit einer an der Außenseite gelegenen hellen Lage von Grundsubstanz (Kesslers *Cornea propria*); *h* Ektoderm; *r* distale Wand der sekundären Augenblase (Retina); *pn* proximale Wand derselben (*Pigmentum nigrum*).

kammer, auf, die somit wie ein seröser Spaltraum entsteht und zu der Zeit deutlich wird, in der die ersten Spuren der Iris erscheinen.

Hornhaut des Menschen.

Bei einem menschlichen Embryo von vier Wochen mit offener Linsengrube war die Cornea noch gar nicht angelegt und bei einem gleichalterigen mit eben abgeschnürter Linse wenigstens in der Mitte noch nicht vorhanden. Ein Embryo der sechsten Woche zeigte diese Haut 12—15 μ dick mit einem Epithel von 16 μ, und bei einem solchen von acht Wochen war die Cornea in Pupillarhaut und eine ohne Epithel 16—22 μ dicke *Cornea propria* geschieden und die vordere Augenkammer angelegt (Kölliker l. s. c., Taf. I, II). *Cornea* und *Sclera* sind anfänglich vollkommen gleich beschaffen und wird erstere nicht vor dem Ende des dritten oder dem Anfange des vierten Monates durchsichtig. Um diese Zeit ist auch die Hornhaut stark gewölbt, was später nach und nach sich verliert, und was ihre Dicke anlangt, so ist dieselbe erheblich größer als bei der *Sclera* und findet sich auch noch bei Neugeborenen so, bei denen sie, wie längst bekannt (Petit), selbst dicker ist als beim Erwachsenen. Die Descemetsche Haut will Donders bei zwei- bis dreimonatlichen Embryonen gesehen haben (Niederl. Lancet, 1851, S. 47). Bei Neugeborenen bestimmte ich ihre Dicke auf 3,8—4,3 μ.

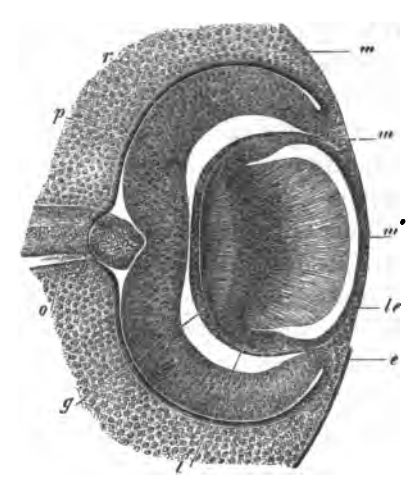


Fig. 197.

Gefäße der Cornea.

Mit Bezug auf die Gefäße der fötalen Hornhaut fehlen ausgedehntere Untersuchungen. Nach einer alten Beobachtung von Henle und J. Müller wird angenommen, dass dieselben beim menschlichen Fötus und bei Säugern entwickelter seien als später. Es hat sich jedoch für die Säugetiere gezeigt, dass auch erwachsene Geschöpfe sehr entwickelte Hornhautgefäße besitzen (m. Mikr. Anat., II, 2, 622), und was den Menschen anlangt, so kann ich wenigstens von Neugeborenen sagen, dass ihre Hornhaut auch gefäßarm getroffen wird.

Sclerotica.

Die *Sclerotica* entwickelt sich beim Menschen wie bei Säugern um die sechste Woche und scheidet sich erst im dritten bis vierten Monate von der Aderhaut. Lange Zeit hindurch zeigt diese Haut keine

Fig. 197. Horizontalschnitt durch das im Äquator 0,79 mm messende Auge eines Kaninchens von 14 Tagen. Vergr. 65mal. Erklärung bei Fig. 186.

scharfen Begrenzungen nach außen (Fig. 194), was daher rührt, dass, wie AMMON zuerst angegeben hat, ihr Dickenwachstum durch äußere Auflagerungen zustande kommt, die in einer mittleren Ringzone beginnen und von da nach vorn und hinten weiterschreiten. Doch ist die *Sclera* am Ende der Fötalperiode in der Nähe der *Cornea* noch auffallend dünn (Fig. 195, 198), ebenso in der Nähe des Sehnerven besonders nach hinten und lateralwärts an einer Stelle, welche nach AMMON schon im dritten Monate deutlich ist und die von ihm sogenannte *Protuberantia scleralis* bildet.

Sclera.

Tunica vasculosa oculi.

Die Gefäßhaut des Auges ist in ihrem bindegewebigen Teile eine Abzweigung der primitiven Faserhaut oder der mesodermatischen Hülle des Auges und entsteht zu der Zeit, in welcher auch die Gefäße des Glaskörpers und der Linsenkapsel sich bilden, und zwar legt sich zuerst und schon in der vierten Woche die *Choriocapillaris* an in Gestalt einer dünnen gefäßhaltigen Schicht, welche die eben gebildete sekundäre Augenblase umhüllt und von Anfang an mit der Anlage der Pupillarhaut und auch mit dem Glaskörper zusammenhängt und einen Teil der oben besprochenen gefäßhaltigen Hülle bildet, welche die Linse und auch die gesamte sekundäre Augenblase umschließt, jedoch ihr Blut nicht aus der *Arteria centralis retinae* (*A. capsularis*), sondern aus den *Arteriae ciliares* bezieht.

Iris.

Während die *Tunica vasculosa oculi* in ihrem der sekundären Augenblase anliegenden Teile lange keine weiteren Veränderungen zeigt, beginnt der am Rande dieser Blase gelegene, an die Pupillarhaut angrenzende Abschnitt bald sich zu verändern. Und zwar bildet sich hier wie eine Wucherung der gefäßführenden Lage, die zwar anfänglich ebenso wie die ganze Schicht von der Anlage der Sclera und Cornea nicht scharf sich abgrenzt (Fig. 194), später jedoch, sobald die vordere Augenkammer entstanden ist, im Winkel derselben wie einen Ringwulst bildet (Fig. 195, 198, 199), der einerseits unmerklich in die *Membrana pupillaris* übergeht, anderseits aber auch in die äußere Gefäßhaut sich fortsetzt und zugleich zwischen Linse und sekundärer Augenblase mit dem Glaskörper zusammenhängt. Dieser Ringwulst (Fig. 199 *i*) ist die erste Andeutung der Iris, die somit nicht als eine freie Platte von der Gefäßhaut nach vorn vorwächst, sondern von Hause aus mit der Pupillarhaut verbunden ist und anfangs nur wie eine Verdickung derselben erscheint. Im weiteren Verlaufe wächst nun die Irisanlage nach vorn und nimmt bald die Form einer Platte an, und zugleich folgt ihr auch der Rand der sekundären Augenblase mit seinen beiden Schichten, welche gleichzeitig sich verdünnen und wie einen doppeltschichtigen Zellenbeleg der Iris darstellen. So entsteht der Zustand, den Fig. 199

wiedergibt, in welchem die Irisanlage nun schon bestimmt hervortritt, jedoch eines freien Randes immer noch ermangelt, vielmehr ganz allmählich sich zuschärfend in die Pupillarhaut übergeht und in diesem Verhältnisse während des ganzen Fötallebens verharrt, auch nachdem sie noch breiter geworden ist (Fig. 191).

Das Irispigment entsteht, wie KESSLER zuerst gezeigt hat, aus einer Wucherung des vorderen Randes der sekundären Augenblase, welche mit ihren beiden Blättern auf die Iris sich fortsetzt und auch im distalen Blatte sich pigmentiert, von welchem Vorgange Fig. 199 die ersten Andeutungen zeigt.

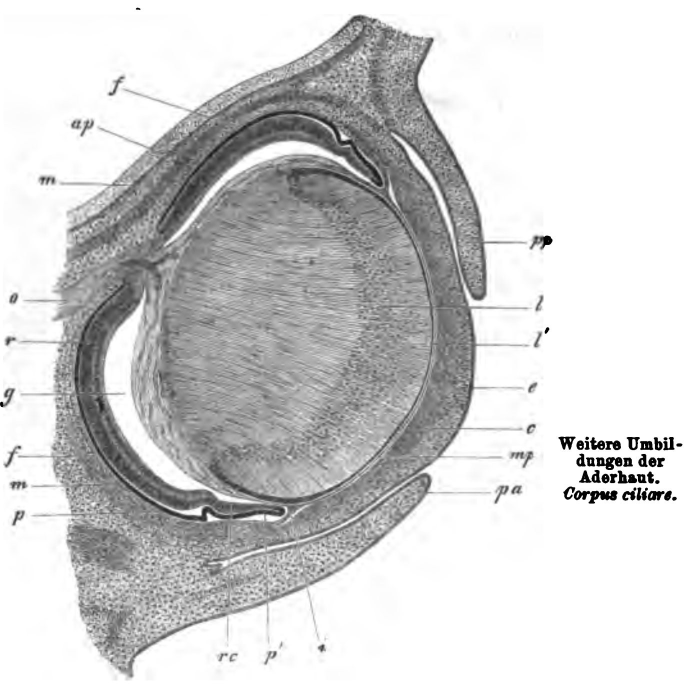


Fig. 198.

Weitere Umbildungen der Aderhaut. *Corpus ciliare.*

Ich wende mich nun wieder zur Aderhaut. Das *Corpus ciliare* tritt geraume Zeit nach dem ersten Erscheinen der Iris auf, und beruht seine Bildung auf einer Wucherung der *Tunica vasculosa* dicht hinter der Iris, an welcher auch die sekundäre Augenblase Anteil nimmt, indem sie mit ihren beiden Lamellen, von denen jedoch die distale sich nicht pigmentiert, entsprechend den gefäßhaltigen Fortsätzen der *Tunica vasculosa* ebenfalls sich faltet. Hierdurch sondert sich am *Corpus ciliare* die Aderhaut ziemlich früh von der Sclera, während eine solche Trennung im hinteren Abschnitte der Haut nur sehr langsam sich entwickelt (Fig. 199).

Pigmentum nigrum.

Das schwarze Augenpigment entwickelt sich, wie ich vor Jahren gezeigt, aus der proximalen Lamelle der sekundären Augenblase, und hat man daher vorgeschlagen, diese Lamelle ohne weiteres zur Retina zu ziehen und Retinapigment zu nennen (BABUCHIN). Wenn man jedoch

Fig. 198. Horizontalschnitt durch das Auge eines 18 Tage alten Kaninchens. Vergr. 30mal. Erklärung bei Fig. 187.

erwägt, welche Schicksale die verschiedenen Teile der sekundären Augenblase erleiden, so ergibt sich, dass mit so einfachen Bezeichnungen nicht auszukommen ist. Ich teile die sekundäre Augenblase in erster Linie in zwei Teile, einen nervösen, die Retina, und einen indifferenten, den ich den epithelialen heißen will. Dieser letztere zerfällt a) in die pigmentierte Doppellamelle, die die Iris überzieht, das Irispigment, b) in die Doppellamelle, die die *Corona ciliaris* bekleidet, an der

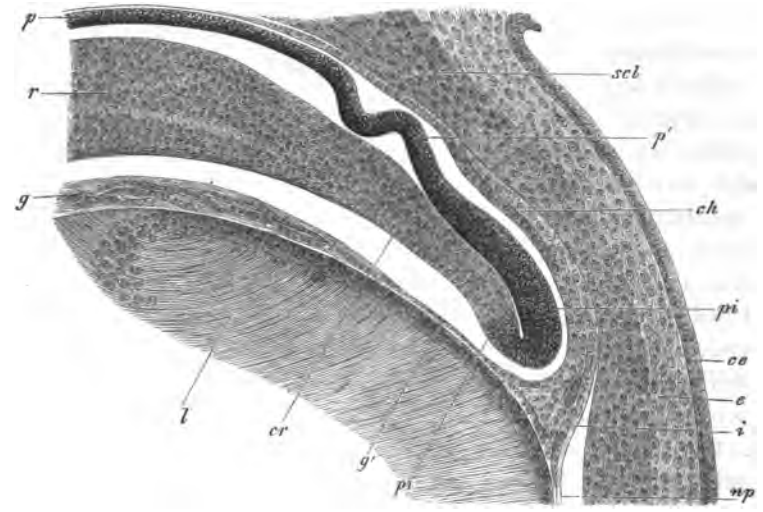


Fig. 199.

ein pigmentierter proximaler von einem nicht gefärbten distalen Teile, der *Pars ciliaris retinae*, zu unterscheiden ist, und c) in das Retinalpigment, das dem nervösen Teile der Augenblase anliegt. Da nun dieser Teil physiologisch unstreitig zur Retina gehört, so kann man von diesem Gesichtspunkte aus die sekundäre Augenblase auch in zwei Abschnitte teilen, einen hinteren, die Retina und das Retinalpigment, der in unmittelbarster Beziehung zum Akte des Sehens steht, und in einen vorderen mehr untergeordneter Natur, der die *Corona ciliaris* und Iris be-

Fig. 199. Ein Teil des Auges Fig. 198 125mal vergrößert. *scl* Sclera; *ch* Chorioidea; *p Pigmentum nigrum* (Retinalpigment); *p'* Pigment der späteren Ciliarfortsätze; *pi* Irispigment, vordere Lamelle; *pi'* Irispigment, hintere Lamelle; *cr Pars ciliaris retinae; r* Retina; *g C. vitreum; g'* Verbindung desselben mit *i*, der Irisanlage, und *np*, der *Membrana pupillaris; ce Epithelium corneae; l* Linse; *c* Cornea mit zwei Schichten, von denen die hintere in die Sclera, die vordere in die *Conjunctiva scleroticae* übergeht. Die Lücken zu beiden Seiten des vorderen Randes der sekundären Augenblase sind Kunstprodukte. Die Lücke medianwärts der Irisanlage ist die vordere Augenkammer.

kleidet. Dieser letzte Teil lässt sich nun aber bei der Beschreibung des Auges nicht wohl von den Teilen sondern, denen er aufliegt, und halte ich es somit für das Zweckmäßigste, den gesamten epithelialen Teil der sekundären Augenblase zusammen mit der *Vasculosa oculi* zu beschreiben.

Tunica vasculosa des Menschen.

In betreff der Entwickelung der *Tunica vasculosa oculi* des Menschen merke ich folgendes an: Vom schwarzen Augenpigment bilden sich die ersten Spuren zur Zeit, wo die Linse sich abschnürt, bald etwas früher, bald etwas später (ich, BAMBEKE) und zwar in den vordersten Teilen der sekundären Blase. Um die sechste Woche ist die Pigmentschicht schon vollkommen entwickelt und am Ende des zweiten Monates ist diese Lage durch ungemeine Dicke (16—18 μ) und geschichteten Bau ausgezeichnet (KÖLLIKER l. c., Taf. I, II). — Das *Corpus ciliare* und die Iris bilden sich am Ende des zweiten und im Anfange des dritten Monates und ist letztere Haut wenigstens in ihrem bindegewebigen Teile anfangs nicht gefärbt. Bei einem Embryo von $3^1/_2$ Monaten ist die Iris nicht breiter als 0,021 mm, hellbraun, die *Processus ciliares* dagegen schon recht gut ausgebildet, von tiefschwarzem Pigment bedeckt und außerdem von einer hellen Zellenschicht (*Pars ciliaris retinae*) von 0,035 mm Dicke überzogen, die scheinbar aus 4—5 Zellenreihen besteht. Dann folgt sine sehr deutliche *Limitans* und nach innen davon eine feinfaserige *Zonula*, die jedoch nicht den Eindruck einer Membran macht. Im fünften Monate misst die Iris 0,058 mm, die *Corona ciliaris* von der *Ora serrata* an 0,50—0,57 mm, die Höhe der *Processus ciliares* 0,12—0,18 mm und deren Breite 0,10—0,12 mm, die *Pars ciliaris retinae*, die jetzt einschichtig mit verlängerten Zellen erscheint, 0,016 mm. Das Pigment ist an der *Corona ciliaris* schwärzer als an der Iris und hinter der *Ora serrata* und am dunkelsten auf den Ciliarfortsätzen. Am Ende der Schwangerschaft ist die Aderhaut noch ganz dünn, aber deutlich als besondere Membran zu erkennen, obschon sie des äußeren Pigmentes noch ganz entbehrt. Die Elastica ist ganz gut entwickelt und an den Pigmentzellen sehr leicht zu sehen, dass dieselben sehr verschieden groß und in auffallender Vermehrung begriffen sind, indem viele derselben zwei Kerne besitzen.

Chorioidealspalte.

Eine bemerkenswerte und vielbesprochene Erscheinung ist die sogenannte Chorioidealspalte. Es zeigt nämlich die Chorioidea bei jungen Embryonen aller Wirbeltiere und auch des Menschen an der unteren inneren Seite einen eigentümlichen, nicht pigmentierten Streifen, welcher vom Pupillarrande bis zum Opticuseintritte verläuft und beim Menschen in der 6.—7. Woche, beim Hühnchen vom neunten Tage an schwindet. Dieser Streifen ist, seit durch SCHÖLER vom Hühnchen und durch mich beim Menschen die Augenblasenspalte nachgewiesen und von mir auch gezeigt worden ist, dass die äußere Lamelle der sekundären Augen-

blase die Pigmentschicht der Aderhaut liefert, leicht zu deuten und ist derselbe, wie in der ersten Auflage meiner Entwickelungsgeschichte bereits nachgewiesen wurde, nichts anderes als eine nach dem Schlusse der Augenblasenspalte noch eine Zeitlang bestehende Lücke der Pigmentschicht, welche später vergeht. Das heißt, es bleibt nach dem Verwachsen der Spalte, wobei die beiden Lamellen der Augenblase ebenso verwachsen wie das Medullarrohr und das Hornblatt beim Schlusse der Rückenfurche, die Nahtstelle des äußeren Blattes noch eine Zeitlang ohne Pigment. Diesem zufolge besitzt die Chorioidea selbst keine Spalte, sondern nur die Retina und die Pigmentschicht, und können die pathologischen Spaltbildungen der Aderhaut und Sclera nur insofern aus fötalen Bildungen erklärt werden, als ein nicht stattfindender Verschluss der fötalen Augenspalte auch eine mangelhafte Ausbildung der Aderhaut und Sclera nach sich ziehen kann. In ähnlicher Weise können auch Irisspalten (*Coloboma iridis*) entstehen, wogegen die Irisspalte bei regelrecht stattgehabtem Verschlusse der Augenspalte eine ganz und gar pathologische Bildung ist und in der Entwickelungsgeschichte der Teile keine Erklärung findet.

§ 35.

Netzhaut.

Die Netzhaut geht, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben wurde, aus einem Teile der distalen (vorderen) Lamelle der sekundären Augenblase hervor. Anfangs überall ziemlich gleich dick, erleidet später ihr vorderer Teil, der dem epithelialen Abschnitte der sekundären Augenblase angehört, eine immer stärker werdende Verdünnung und gestaltet sich 1) zu der sogenannten *Pars ciliaris retinae* oder der farblosen, die *Corona ciliaris* von der *Ora serrata* an überziehenden Zellenlage und 2) zu der tiefen Pigmentlage des Irispigmentes, die anfangs, ebenso wie die Netzhaut selbst, scheinbar aus mehrfachen Zellenschichten besteht, später jedoch in eine einfache Zellenlage sich umbildet.

Retina des Menschen.

Von den gröberen Verhältnissen der Netzhaut des Menschen erwähne ich noch folgendes. Indem die Retina rascher wächst als die übrigen Augenteile, schlägt sie schon im dritten Monate nach innen Falten. Zuerst scheint eine Falte an der unteren Seite des Sehnerven aufzutreten, zu der sich dann aber bald noch zahlreiche andere gesellen, welche vorzugsweise im Grunde des Auges stehen. Gegen das Ende des embryonalen Lebens verschwinden nach und nach diese Falten wieder und beim Neugeborenen ist die Haut ganz glatt, wie beim Erwachsenen. Der gelbe Fleck fehlt beim Embryo und ist selbst bei Neugeborenen noch nicht sichtbar.

Entwickelung des Sehnerven.

Wir wenden uns nun zur Entwickelung des Sehnerven. Der hohle Augenblasenstiel steht während der kurzen Zeit, in der nur eine schwache Linseneinstülpung, aber noch keine Glaskörperanlage sich findet, nur mit dem proximalen Teile der in erster Entwickelung begriffenen sekundären Augenblase in Verbindung. Sowie dann aber die Glaskörperbildung beginnt und die eigentliche sekundäre Augenblase entstanden ist, findet man, dass der Augenblasenstiel nun auch mit der distalen oder vorderen Lamelle der sekundären Blase verbunden ist, was einfach daher rührt, dass bei der Entstehung der sekundären Blase nicht nur die distale Hälfte der primären Blase an die proximale, sondern auch von der Insertion des Augenblasenstieles an nach vorn die untere Wand derselben an die obere gedrängt wird. Den so entstandenen Zustand kann man mit Lieberkühn auch so beschreiben, dass man sagt, es hänge die obere Hälfte des Augenblasenstieles mit der proximalen und dessen untere Hälfte mit der distalen Lamelle der sekundären Augenblase zusammen, welchem Verhalten zufolge die Verbindung wenigstens eines Teiles des Augenblasenstieles mit der Retina eine ganz primitive ist.

Während der Entstehung der sekundären Augenblase wird bei Säugetieren auch der Augenblasenstiel oder der primitive Opticus in einer gewissen Ausdehnung eingestülpt und dessen untere Wand an die obere gedrängt, so dass das Ganze einigermaßen die Form der Augenblase wiederholt und eine nach unten offene doppeltblätterige Rinne bildet. Das eingestülpte untere Blatt dieses umgestalteten Augenblasenstieles steht mit dem eingestülpten distalen Blatte der Augenblase in Verbindung, das obere mit dem proximalen pigmentierten Blatte, und die anfänglich noch vorhandene Höhlung des primitiven Opticus mündet in den Rest der Höhlung der primitiven Augenblase. Hervorgerufen wird diese Einstülpung durch das gleichzeitig mit der Glaskörperbildung auch hier in Form eines kurzen Blattes einwuchernde Mesoderm, in welchem die *Arteria centralis retinae* sich bildet. Auch beim Hühnchen wird, wie wir oben sahen, der primitive Opticus, jedoch nur in nächster Nähe der Augenblase, eingestülpt. Eine *Arteria centralis retinae* fehlt jedoch hier ganz und gar.

In weiterer Umwandlung wird der primitive Opticus, der von Anfang an den Bau der Medullarplatte der Hirnwand und der Augenblase besitzt und somit aus scheinbar geschichteten, radiär gestellten Zellen besteht, sowohl in seinem eingestülpten- als in dem nicht eingestülpten längeren Teile durch Wucherungen seiner Wände solid, und gleichzeitig hiermit verbindet sich auch der Teil des Opticus, der bisher mit dem Pigmentblatte vereint war, nachdem die Höhle der primitiven

Augenblase ganz geschwunden ist und indem die Pigmentbildung am Opticus sich begrenzt, mit der Anlage der Retina, so dass nunmehr der ganze Nerv mit der distalen Wand der Augenblase zusammenhängt. Während dies geschieht, treten zugleich auch die Sehnervenfasern auf und gestalten sich, nachdem sie einmal angelegt sind, folgendermaßen (Fig. 200). Hinter und über dem in seinem Anfange immer noch hohlen

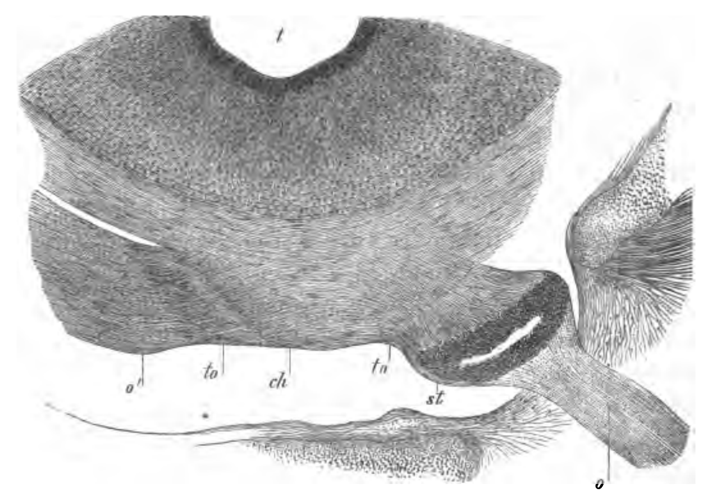


Fig. 200.

Opticus oder dem Augenblasenstiele tritt aus dem unteren Seitenteile eines jeden *Thalamus opticus* ein starkes Bündel feinster kern- und zellenfreier Nervenfasern auf, der *Tractus opticus*, der an der Basis des Zwischenhirnes in fast querem, nur wenig schief nach vorn gerichtetem Verlaufe dem andern entgegenzieht, in der Mittellinie mit demselben unter vollständiger Durchflechtung der Fasern sich kreuzt und sich dann zum Augenblasenstiele der andern Seite begibt. In diesen treten die Fasern des *Tractus opticus* (Fig. 200 *to*) von hinten und oben her ein und

Fig. 200. Horizontalschnitt durch den tiefsten Teil des dritten Ventrikels und des *Chiasma opticorum* von einem Schweineembryo von 33 mm, fast 40mal vergrößert. *ch Chiasma; to* aus dem *Chiasma* hervortretendes Ende des *Tractus opticus* mit Fasern ohne Zellenbeimengung; *st* Rest des hohlen Augenblasenstieles, der oberflächlich von den Fortsetzungen der Fasern des *Tractus opticus* durchzogen ist; *o* Opticus, von einer kernhaltigen Stützsubstanz durchzogen, deren Kerne die Punktierung bewirken; *o'* Opticus der andern Seite, an welcher der Augenblasenstiel durch den etwas schief verlaufenden Schnitt entfernt ist. Unter dem *Chiasma* sieht man das knorpelige *Sphenoidale anterius*, dann folgt das *Foramen opticum* und rechts vom Opticus die *Ala parva*; *t Ventriculus tertius*, tiefster Teil, dessen Wand hinter dem *Chiasma* und zum Teil auch inmitten seiner zelligen Substanz Kommissurenfasern enthält.

erfüllen denselben, soweit er noch hohl ist, anfangs nur in den oberflächlichen Teilen, im weiteren Verlaufe dagegen, da, wo der Stiel solid geworden ist, auch im Innern in seiner ganzen Dicke und Breite, welcher Vorgang etwas später auch am Anfange des Augenblasenstieles eintritt, der nach und nach vom Auge nach der Hirnbasis fortschreitend ebenfalls seine Höhlung verliert und ganz mit Opticusfasern sich erfüllt. Ist der *Nervus opticus* so angelegt, so zeigt er eine sehr zierliche Struktur. Derselbe besitzt erstens eine mäßig dicke äußere Hülle von konzentrisch gelagerten platten Mesodermzellen mit Zwischensubstanz und im Innern radiär gestellte zellige Elemente, welche so untereinander verbunden sind, dass sie ein zartes Fächerwerk bilden, dessen Lücken der Länge nach verlaufen. In den Lücken dieses Fachwerkes stecken einmal eine große Anzahl kleiner, 7—15 μ dicker Bündel feinster kern- und zellenloser Opticusfasern und zweitens zahlreiche, in Längsreihen angeordnete Zellen, die mit den radiär gestellten Elementen zusammenhängen und das Gerüst vervollständigen helfen, welches die Nervenfasern trägt. Mit diesem Baue gelangt der *Nervus opticus* an den *Bulbus*, dringt durch die Pigmentschicht durch bis an die innere Oberfläche der Retina und strahlt von hier aus in die Netzhaut aus, indem an der Eintrittsstelle in der Regel eine leicht trichterförmige Vertiefung, aber meinen Erfahrungen zufolge typisch keine größeren Faltenbildungen oder Erhebungen am Rande der Vertiefung vorhanden sind (Fig. 195). An dieser Eintrittsstelle gehen alle zelligen Elemente der Stützsubstanz des Nerven bis zur inneren, an die *Limitans* angrenzenden Oberfläche desselben und verbreiten sich von hier aus noch etwas über den Bereich des Durchmessers des Opticus, um dann ganz und gar zu verschwinden. Somit bleibt zur Ausstrahlung in die Netzhaut nichts übrig als die vom *Tractus opticus* abstammenden Bündel kernloser feinster Fäserchen, und solche sind es nun in der That, die an der Außenseite des Glaskörpers und der *Limitans primitiva* als oberflächlichste Lage der Netzhaut weiter ziehen und bis zum vorderen Ende der eigentlichen Nervenhaut sich verfolgen lassen.

Den angegebenen Thatsachen zufolge wächst 1) der *Nervus opticus* mit kernlosen feinsten Fäserchen (Achsencylindern) aus der grauen Substanz des Zwischenhirnes bis in die Netzhaut, 2) bildet sich der fötale Augenblasenstiel in indifferente Stützsubstanz um. Es ist demnach der *Nervus opticus* fürderhin nicht mehr als ein Nerv im gewöhnlichen Sinne, sondern als ein Hirnteil zu betrachten, ebenso wie die sekundäre Augenblase und alles, was daraus hervorgeht. Ich vergleiche den *Tractus opticus* und das *Chiasma* den *Radices nervi olfactorii*, den *Nervus opticus* dem *Tractus olfactorius* und die primitive Augenblase dem *Bulbus*

olfactorius. Der Unterschied zwischen beiden Apparaten liegt darin, dass die Nervenfasern im Geruchsorgane als *Nervi olfactorii* über den Bereich des Gehirnes in das mittlere Keimblatt hineinwachsen, beim Sehorgane dagegen nicht, indem ihre Endapparate aus der Medullarplatte selbst sich bilden. Diese letztere Anordnung ist offenbar eine einfachere als die andere und darf wohl auch als eine primitivere bezeichnet werden.

§ 36.

Nebenorgane des Auges.

Augenlider.

Die Augenlider entwickeln sich, nachdem die Hornhaut sich gebildet hat, als Falten der den Augapfel umgebenden Haut und zwar ungefähr in der Gegend des Äquators des *Bulbus* oder selbst hinter demselben (Fig. 194, 195, 197). Anfänglich aus gleichartigem Mesodermgewebe mit einem Ektodermüberzuge bestehend, sondern sie sich langsam in eine mittlere festere und zwei oberflächliche lockerere Lagen, von denen jene später den *Musculus orbicularis palpebrarum*, den *Tarsus* und die MEIBOMschen Drüsen in sich erzeugt, während die andern zur Haut und Bindehaut sich gestalten. Verfolgt man die Bindehaut der Augenlider auf den Augapfel, so findet man, dass dieselbe in eine lockere Mesodermschicht übergeht, die den vordersten Teil der *Sclera* bekleidet und dann unmittelbar in die oberflächlichsten Hornhautschichten sich fortsetzt, die in vielen Fällen deutlich durch eine größere Helligkeit und minder dichtes Gefüge von der Hauptmasse der Haut sich unterscheiden, welche letztere rückwärts mit der *Sclera* zusammenhängt (Fig. 195).

Ich betrachte die beiden zuletzt genannten Lagen als *Conjunctiva corneae* und *scleroticae* und nehme mit andern an der *Cornea* einen kutanen und einen skleralen Teil an, die jedoch nicht scharf gesondert sind.

Als *chorioidealer* Teil der *Cornea* lässt sich die *Membrana pupillaris* bezeichnen, die ja ursprünglich, vor der Bildung der vorderen Augenkammer, mit der Hornhaut untrennbar zusammenhängt.

Wie man schon längst weiß, schließt sich in einem gewissen Zeitpunkte des embryonalen Lebens, beim Menschen im dritten Monate, die Augenlidspalte und tritt hierbei keine Verklebung ein, wie man früher annahm, sondern eine wirkliche Verwachsung der Epithelien beider Augenlidränder, so dass die Hornschicht derselben ein ungeteiltes Ganzes bildet.

Während dieser Verwachsung, der nach v. EWETSKY beim Rinde die

Bildung einer größeren epithelialen Schlussmembran vorausgeht (Arch. f. Augenheilk., VIII, Taf. VII, VIII), von der ich bis jetzt beim Menschen nichts sah, entwickeln sich von der Nahtstelle aus in typischer Weise die Augenwimpern und die Meibomschen Drüsen, und bedingt möglicherweise das Hervortreten der Haare aus ihren Bälgen und des Sekretes der genannten Drüsen die spätere Lösung der Lider, die beim Menschen meist vor der Geburt eintritt, doch bemerke ich, dass bei Kaninchrn von 23 Tagen an der Nahtstelle des Lides noch keine Spur solcher Bildungen wahrzunehmen ist, obschon die Haut der Lider viele Haaranlagen besitzt.

Thränendrüsen. Die Thränendrüsen entstehen nach Art der Speicheldrüsen als anfänglich solide Wucherungen des Epithels der *Conjunctiva*, und fällt beim Menschen ihre Bildung in den dritten Monat, um welche Zeit ihre anscheinend soliden Endigungen bis zu 0,1 mm messen und bereits eine sehr deutliche mesodermatische Hülle haben.

Thränenkanal. In betreff des Thränenkanals hat man früher mit Coste angenommen, dass derselbe in Gestalt einer Furche zwischen dem äußeren Nasenfortsatze und dem Unterkieferfortsatze auftrete und dann in zweiter Linie zu einem Kanale sich schließe, Born dagegen behauptet, dass der Gang durch Einwachsung und 'Abschnürung eines Epithelstreifens in der Gegend der genannten Furche sich bilde, der dann ein *Lumen* bekomme und sich mit der Nasenhöhle in Verbindung setze. Von Neueren nähert sich Ewetsky mehr der älteren Auffassung, indem er bei den Säugetieren den Grund der Thränenfurche selbst zum Thränenkanale sich abschnüren lässt, welche Abschnürung allerdings anfänglich ohne Höhlung sei (l. s. c. Taf. IX), während Legal an Born sich anschließt. Mir scheint für die Säugetiere, Vögel und Reptilien die Wahrheit in der Mitte zu liegen, insofern als hier erst die Thränenfurche sich schließt und dann das Epithel am Grunde der Furche selbständig wuchert und als anfänglich solider Strang sich ablöst, während bei den Amphibien eine einfache Epithelwucherung in Leistenform die Hauptrolle spielt.

Anmerkung. Nach Borns schönen Untersuchungen ist der Anteil, den die primitive Epithelleiste an der Bildung des Thränenganges nimmt, bei verschiedenen Abteilungen eine sehr verschiedene. Bei den Amphibien entsteht aus derselben der ganze Gang und beide *Canaliculi lacrymales*. Bei den Vögeln bildet die embryonale Leiste den Gang und das hintere Thränenröhrchen, während das vordere als Sprosse des Ganges sich entwickelt. Eidechsen liefern aus der Epithelleiste nur einen Teil des hinteren Thränenröhrchens, und sprossen aus diesem kurzen Stücke alle andern Teile hervor; bei Schlangen endlich ist das primitive Stück des *Ductus naso-lacrymalis* sehr kurz, am Auge gelegen und einfach und treibt dasselbe einen einfachen, in die Mundhöhle führenden Gang. Beim Schweine bildet die primitive Leiste das obere Thränen-

röhrchen und den Hauptgang, wogegen durch nachträgliche Sprossung die Verbindung desselben mit der Nasenhöhle und das untere blind endende Thränenröhrchen erzeugt werden (LEGAL).

Beim Menschen ist der ganze thränenabführende Apparat bereits im zweiten Monate gut entwickelt, und hebe ich besonders hervor, dass der Thränengang im vierten Monate stark geschlängelt ist und vom zweiten Monate an eine Menge blinder Aussackungen besitzt.

B. Gehörorgan.

§ 37.

Allgemeines. Primitives Gehörbläschen und erste Umwandlungen desselben.

Entwickelung des Gehörorganes im allgemeinen.

Das Gehörorgan entwickelt sich auf den ersten Blick ähnlich wie das Auge und findet man auch bei diesem Organe eine Anlage, die vom Ektoderm ausgeht, dann einen Teil, welchen das Nervensystem liefert, und endlich eine Mitbeteiligung des mittleren Keimblattes; es zeigen sich jedoch bei näherer Betrachtung sehr wesentliche Verschiedenheiten zwischen beiden Sinnesapparaten. Während nämlich das Auge ursprünglich als eine hohle Ausstülpung aus dem Medullarrohre auftritt, zeigt sich, dass der nervöse Teil des Gehörorganes (*Nervus acusticus, Ganglion acusticum*) niemals die Form einer hohlen, mit dem Hirnrohre zusammenhängenden Blase besitzt, sondern wie die andern gangliösen Kopfnerven als solide Bildung aus dem Hinterhirne hervorsprosst. Und was die vom äußeren Keimblatte herrührenden Bildungen anlangt, so stimmen dieselben zwar uranfänglich bei beiden Sinnesorganen insofern überein, als sie hier wie dort nach außen offene blasenförmige Einstülpungen dieses Keimblattes darstellen (Linsenblase, Gehörbläschen), die später sich abschnüren und zu geschlossenen Blasen sich umbilden, dagegen ist die weitere Gestaltung und Verwertung dieser ektodermatischen Bildungen eine ganz verschiedene, indem die primitive Gehörblase niemals zu einem soliden, der Linse im Auge vergleichbaren Organe sich gestaltet, vielmehr zeitlebens hohl bleibt und in Verbindung mit aufgelagerten Teilen des Mesoderms unter Eingehung mannigfacher morphologischer Umgestaltungen alle wesentlichen Teile des Labyrinthes, d. h. die Vorhofssäckchen, den *Canalis cochlearis* samt dem *Canalis reuniens*, die *Canales semicirculares membranacei* und den *Aquaeductus vestibuli* liefert. Zu diesen Teilen gesellen sich dann noch die erste Kiemenfurche, Teile der vorderen Kiemenbogen und gewisse Erzeugnisse der Haut dieser Gegend, aus welchen das mittlere und äußere Ohr und die Gehörknöchelchen sich aufbauen.

Anmerkung. J. Beard hält das Gehörorgan der Wirbeltiere für ein den Sinnesorganen der Seitenlinie der niederen Wirbeltiere gleichwertiges Organ, eine Vergleichung, die auch mir in einem gewissen Sinne zulässig erscheint, nur beachte man, dass Sinnesorgane wie die der Seitenlinie bei den Fischen auch am Kopfe in bestimmter Anordnung neben dem Gehörorgane sich finden.

Nach dieser übersichtlichen Schilderung wende ich mich zu einer Darlegung des ersten Auftretens des Gehörbläschens und Hörnerven.

Primitives Gehörbläschen.

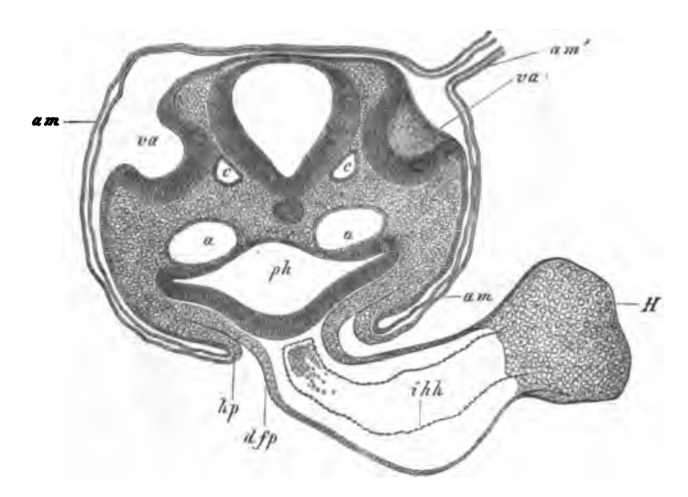


Fig. 201.

Die erste Entwickelung des primitiven Gehörbläschens anlangend, so zeigen sich beim Hühnchen in der zweiten Hälfte des zweiten Tages zu beiden Seiten des Kopfes, ungefähr der Mitte des Nachhirnes entsprechend, zwei seichte, von dem hier verdickten Hornblatte ausgekleidete Grübchen (Fig. 40), welche zusehends tiefer in die Kopfwand sich eingraben und am Ende des zweiten Tages schon als zwei ziemlich tiefe Gruben mit einer engeren Mündung erscheinen (Fig. 201).

Im weiteren Verlaufe werden nun die Gehörgruben bald tiefer und dringen allmählich so weit in den Rücken hinein, dass ihr Grund mit den tiefsten Teilen des Medullarrohres in einer Höhe steht, während zugleich eine dünne Lage Mesoderm die beiden Teile scheidet und von oben her

Fig. 201. Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo der zweiten Hälfte des zweiten Tages in der Gegend der Gehörgruben (Osmiumpräparat). Vergr. 84mal. *Am* Amnion mit seinen zwei Lamellen; *am'* Amnionnaht, nicht ganz ausgezeichnet auf der rechten Seite des Kopfes gelegen; *va* Gehörgruben, weit offen; *a Aortae descendentes*; *c* Wurzel der *Vena cerebralis inferior*; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand in das Amnion übergehend; *ph* Pharynx; *dfp* Darmfaserplatte des Schlundes, in die äußere Herzhaut übergehend und ein hinteres Herzgekröse darstellend; *H* Herz; *ihh* innere Herzhaut (Endothel).

der aus dem Medullarrohre hervorsprossende *Acusticus* von vorn an die Gehörgrube sich anlegt. Am dritten Tage, an welchem beim Hühnerembryo die Kopfkrümmung rasch sich entwickelt, erkennt man die Ohrbläschen in der seitlichen Ansicht leicht (Fig. 202) und befinden sich

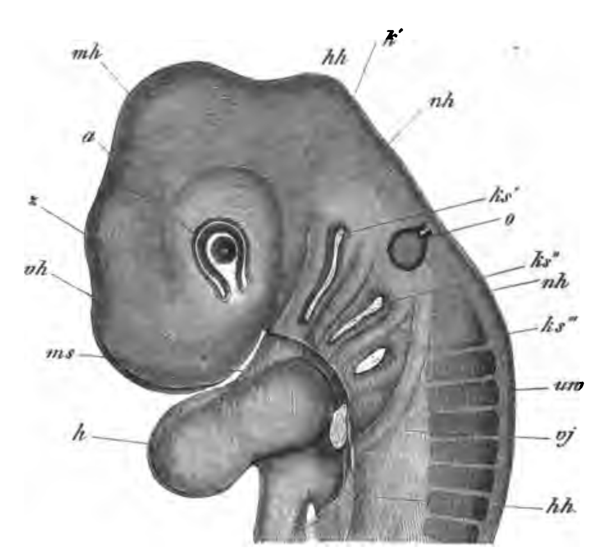


Fig. 202.

dieselben in der Höhe des nun entstandenen zweiten Kiemenbogens und der zweiten Kiemenfurche. Die Öffnung derselben ist immer noch deutlich eine runde, mehr nach dem Rücken zu gelegene Lücke, doch wird nun dieselbe immer enger und schließt sich am Ende dieses Brüttages ganz, während zugleich die Bläschen eine leicht birnförmige Gestalt mit dem breiteren Teile nach unten oder vorn annehmen. Am vierten Tage sind dieselben ganz abgeschnürt und zeigen nun außer der vom verdickten Hornblatte herrührenden Wand, die ganz und gar aus mehrschichtigen länglichen Zellen besteht, keine Spur einer andern Hülle, so dass mithin, gerade wie bei der Linse, auch hier, wenigstens beim Hühnchen, nur die äußere Lage der Haut oder das Epidermisblatt bei der Abschnürung beteiligt erscheint.

Fig. 202. Vorderer Teil eines Hühnerembryo des dritten Tages, 25mal vergr. *vh* Vorderhirngegend; *z* Zwischenhirngegend; *mh* Mittelhirngegend, Scheitelhöcker; *hh* Hinterhirngegend; *nh* Nachhirngegend, Nackenhöcker; *a* Auge mit Augenspalte, hohler Linse mit noch offener Linsengrube; *o* Ohrbläschen, birnförmig, nach oben noch offen; *ks'*, *ks''*, *ks'''* erste, zweite, dritte Kiemenfurche; *ms* Gegend der Mundöffnung; *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefergegend); *uw* Urwirbel; *vj* *Vena jugularis*; *h* Herz; *hh* Schnittrand der entfernten, das Herz bedeckenden vorderen Halswand (Herzkappe).

Bei den **Säugetieren** ist in neuerer Zeit die Entwickelung des Gehörbläschens genau in derselben Weise gesehen worden wie beim Hühnchen (s. m. Entw. 2. Aufl.).

Gehörbläschen der Säugetiere,

Was den **Menschen** anlangt, so hat nun auch His bei einem Embryo von 2,4 mm zum erstenmale die offene Gehörgrube gesehen (l. c.), und eben abgeschnürte Gehörbläschen fand derselbe Forscher bei Embryonen von 2,6 und 4,0 mm. Bei diesem maß das Bläschen 0,4 : 0,3 mm und die Wand 20—45 μ.

des Menschen.

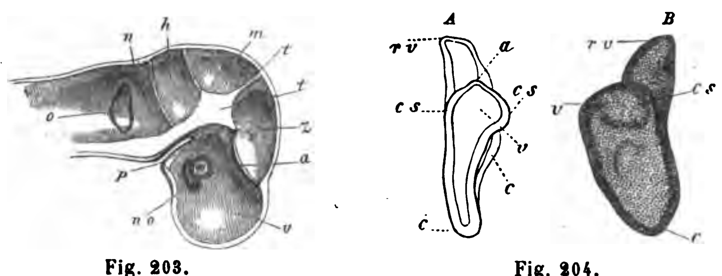


Fig. 203. Fig. 204.

Wir wenden uns nun zur Schilderung der weiteren Entwickelung des Gehörbläschens. Die erste Veränderung, welche das Bläschen nach seiner Schließung oder gleichzeitig mit dieser erleidet, ist die, dass es eine deutlich birnförmige oder keulenförmige Gestalt annimmt und dann in zwei Teile, einen unteren, mehr rundlichen und einen oberen länglichen Abschnitt, der wie ein Anhang des ersteren erscheint, sich scheidet (Fig. 203), von denen der letztere nichts anderes ist als der sogenannte Anhang des Labyrinthes (*Recessus labyrinthi s. vestibuli*) von Reissner,

Weitere Umwandlungen des Labyrinthbläschens.

Fig. 203. Schädel eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, senkrecht durchschnitten, von innen und vergrößert dargestellt. *a* unbestimmt durchschimmerndes Auge; *no* hohler platter *Nervus opticus; v, z, m, h, n* Gruben der Schädelhöhle, die das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn enthielten; *t* mittlerer Schädelbalken oder vorderer Teil des *Tentorium cerebelli; t'* seitlicher und hinterer Teil des *Tentorium*, jetzt noch zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn gelegen; *p* Ausstülpung der Schlundhöhle, die mit der Bildung der *Hypophysis* in Zusammenhang steht; *o* primitives Gehörbläschen mit einem oberen spitzen Anhange, durchschimmernd.

Fig. 204. Primitives Gehörbläschen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo von der rechten Seite, durch Präparation isoliert und vergrößert dargestellt, *A* von hinten, *B* von der Seite und von außen. *v* primitives Vorhofssäckchen; *rv Recessus vestibuli sive labyrinthi; cs, cs* Anlagen des äußeren halbkreisförmigen Kanales und des *Sacculus rotundus; cc* Spitze und vorderer oberer Teil der Schneckenanlage; *a* obere Ausbuchtung am *Vestibulum*, Anlage des vertikalen *Can. semicircularis*. Länge des *Recessus vestibuli* 0,29 mm, Breite am breitesten Teile ebensoviel; Länge des *Vestibulum primitivum* samt *Cochlea* 0,81 mm.

während aus dem andern Teile der Schneckenkanal, der *Sacculus*, *Utriculus* und die *Can. semicirculares membranacei* sich hervorbilden.

Bei einem vier Wochen alten menschlichen Embryo fand ich diese Bildungen schon ganz deutlich. Fig. 204 *B* zeigt das Labyrinth der rechten Seite von außen; *v* ist das primitive Vorhofssäckchen (*Saccus vestibuli primitivi*), das bei *cs* eine rundliche Aussackung, die Anlage des äußeren halbkreisförmigen Kanales zeigt und in dieser Ansicht ohne scharfe Grenzen in den Schneckenkanal *c* übergeht. Nach oben und vorn ragt der bedeutende Vorhofsanhang oder der *Recessus vestibuli* hervor. In der Ansicht von hinten (Fig. 204 *A*) erscheint das Labyrinth etwas abgeplattet, mit leicht medianwärts gebogenem *Recessus vestibuli*, einer deutlicher abgesetzten, mit dem Ende lateralwärts gekrümmten Schnecke, d. h. dem *Canalis cochlearis*, und zwei Anlagen halbkreisförmiger Kanäle am Vorhofssäckchen. Wie ich jetzt die Verhältnisse deute, gehört die Ausbuchtung bei *a* dem vertikalen halbkreisförmigen Kanale an, die laterale Ausbuchtung *cs* ist der *Canalis semicircularis externus* in erster Anlage und die mediale Hervorwölbung *cs* vielleicht der *Sacculus rotundus*. Von vorn endlich ist die Gestalt im wesentlichen ebenso, nur erscheint die Schnecke breiter.

Vorhof und halbkreisförmige Kanäle.

In weiterer Entwickelung wird nun das Labyrinth immer zusammengesetzter und sind es vor allem das primitive Vorhofssäckchen und die halbkreisförmigen Kanäle, welche rasch in neue Gestaltungen übergehen. Was ich vorhin primitives Vorhofssäckchen nannte, ist nicht das bleibende Vorhofssäckchen oder der *Alveus communis s. Utriculus* für sich allein, sondern es enthält dasselbe auch die Anlagen der häutigen halbkreisförmigen Kanäle und des *Sacculus rotundus*. Es bilden sich nämlich am primitiven Vorhofssäckchen im weiteren Verlaufe an den Stellen der späteren Kanäle erst rundliche und dann langgestreckte, faltenartige Erweiterungen oder Aussackungen, die später in ihren mittleren Teilen verwachsen und vom Vorhofssäckchen sich abschnüren. So entstehen kurze, gerade, dem Säckchen, das nun *Alveus communis* heißen kann, dicht anliegende Kanäle, welche dann durch fortschreitendes Wachstum nach und nach eine grössere Länge, die typische Krümmung und ihre Ampullen gewinnen.

Ein lehrreiches Stadium zeigt Fig. 205 von einem Hühnerembryo von vier Tagen. Hier sehen wir vom weitesten Abschnitte *v*, welcher jetzt schon *Alveus communis canalium semicircularium* genannt werden kann, fünf besondere Ausbuchtungen ausgehen. Nach oben und medianwärts erhebt sich der nur auf der rechten Seite sichtbare *Recessus vestibuli av*, der nun schon *Aquaeductus vestibuli* genannt werden kann, dem lateralwärts der weitere *Canalis semicircularis superior ss*

zur Seite steht. Unterhalb dieser größeren Aussackungen befindet sich auf der einen Seite die erste Anlage des *Canalis semicircularis externus* *se* und demselben gegenüber eine Ausbuchtung, die ich als *Sacculus rotundus* ansehe. Ganz nach der Ventralseite zu und medianwärts erstreckt sich endlich die größte Abteilung des Labyrinthes, der Schneckenkanal, an dem die eine Wand, welcher das *Ganglion* des Schneckennerven *g c* anliegt, erheblich verdickt ist.

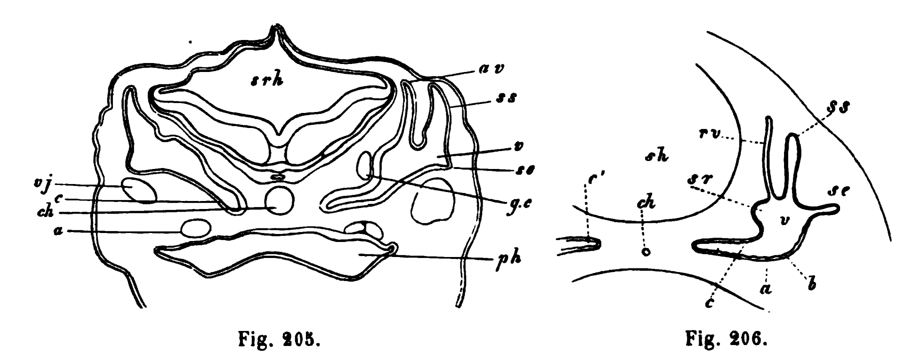


Fig. 205. Fig. 206.

Fast ganz auf demselben Stadium findet sich das häutige Labyrinth eines 19 mm langen Rindsembryo (Fig. 206), nur zeigt dasselbe den äußeren halbkreisförmigen Kanal *se* weiter entwickelt und in der Abschnürung begriffen, was auch vom oberen Kanale gesagt werden kann. Der *Recessus vestibuli* ist enger und länger, der *Sacculus rotundus* größer und die Schnecke mehr abgeschnürt. Die weiteren Veränderungen des Labyrinthes habe ich nur an Säugetierembryonen verfolgt, und gibt Fig. 207 eine gute Übersicht des Labyrinthes eines Schweinsembryo von 3 cm. Hier ist einmal der *Aquaeductus vestibuli a* auf beiden Seiten in seiner ganzen Länge sichtbar und die eigentümliche Lagerung des oberen Endes desselben, das bis zum *Sinus petrosus superior* hinauf-

Fig. 205. Querschnitt des Kopfes eines Hühnerembryo vom vierten Tage in der Gegend des Hinterhirnes. Vergr. 22mal. *av Aquaeductus vestibuli s. Recessus labyrinthi; v Alveus communis can. semicircularium s. Vestibulum; se Canalis semicircularis externus; ss Can. semicircularis superior; c Cochlea; gc Ganglion Nervi cochleae; ch* Chorda; *srh Sinus rhomboidalis; vj Vena jugularis; a Aorta descendens; ph* Pharynx.

Fig. 206. Querschnitt durch einen Teil des Schädels und das Labyrinth eines 18,7 mm langen Rindsembryo, 30mal vergr. *ch* Chorda in der noch weichen Schädelbasis; *sh* Schädelhöhle; *a* Begrenzung der Höhlung in der Schädelwand, die die epitheliale Labyrinthblase *b* enthält, die an einigen Stellen etwas von der Wand absteht; *v Vestibulum; ss* oberer halbkreisförmiger Kanal; *se* äußerer halbkreisförmiger Kanal; *rv Recessus vestibuli; sr* Anlage des *Sacculus rotundus?; c* Anlage der Schnecke; *c'* Ende der Anlage der Schnecke der andern Seite.

reicht, außerhalb der nun vorhandenen *Cartilago petrosa* in der Anlage der *Dura mater* drin nicht zu verkennen. Zweitens übersieht man sehr gut die Einmündung des *Aquaeductus* in den *Alveus communis* und in den *Sacculus rotundus s*, doch erscheint diese Stelle noch nicht deutlich

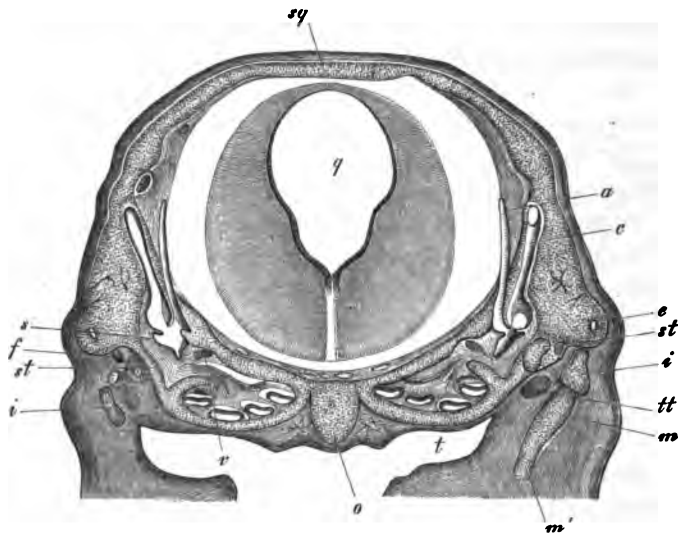


Fig. 207.

als eine gabelige Teilung, wie später. Am *Sacculus s* ist auf beiden Seiten das der Schnecke zugewendete Ende spitz ausgezogen und stellt den Anfang des *Canalis reuniens* dar. Der *Canalis superior c* und *externus e* sind bereits gut ausgebildet, und von der Schnecke und dem Mittelohre dieser Figur wird später die Rede sein.

Umhüllungen des Labyrinthes. Bevor wir weiter gehen, wollen wir nun auch der Umhüllungen des Labyrinthes gedenken. Das primitive Ohrbläschen besteht einzig und allein aus dem Hornblatte, und ist nicht im geringsten zu bezweifeln, dass alle bis jetzt geschilderten Veränderungen einzig und allein auf Rechnung von Wachstumserscheinungen der ursprünglichen epithelialen Membran dieses Bläschens kommen. Haben diese Veränderungen

Fig. 207. Schädel eines Schweinsembryo von 3 cm in der Gehörgegend horizontal durchschnitten, 10mal vergr. o *Occipitale basilare*, zu beiden Seiten die Cochlea; *t Tuba; m Malleus; m' Cartilago Meckelii; i Incus; st Stapes; tt Tensor tympani; v Nervus vestibuli? N. facialis?; q Ventriculus IV; c Can. semicircularis anterior; a Aquaeductus vestibuli; s. Sacculus; e Can. semicircularis externus; f Facialis; sq Squama cartilaginea.* Auf der linken Seite ist der *Sinus petrosus superior* quer getroffen sichtbar. In der *Cartilago petrosa* sind auf beiden Seiten Blutgefäße dargestellt.

eine gewisse Stufe erreicht, so findet man das Labyrinth in allen seinen Teilen von einer zarten bindegewebigen Membran und dann von einer äußeren dickeren und festeren Masse umgeben, welche den Seitenteilen der Schädelbasis angehörend (siehe oben) später die Natur eines Knorpels annimmt und zur *Pars petrosa ossis temporum* sich gestaltet.

Aus dem Gesagten wird ersichtlich, dass die epitheliale Blase des primitiven Labyrinthes genau in derselben Weise wie das ebenfalls vom äußeren Keimblatte sich abschnürende Medullarrohr von dem mittleren Keimblatte eine bindegewebige und gefäßhaltige Hülle und eine äußere festere, später knorpelige Kapsel erhält. Ja es lässt sich die Vergleichung noch weiter treiben. Vollkommen in derselben Weise wie das Medullarrohr liegt auch die epitheliale Labyrinthblase anfänglich nur locker in ihren Hüllen und schält sich verhältnismäßig leicht aus denselben heraus. Später verbindet sich dieselbe fester mit dem inneren Teile der wuchernden bindegewebigen Hülle, während der äußere Teil derselben als inneres *Perichondrium* des knorpeligen Labyrinthes erscheint, und zuletzt endlich bildet sich zwischen diesen beiden Blättern der bindegewebigen Hülle ein Zwischenraum, der mit dem Labyrinthwasser sich füllt, so dass dann das spätere häutige Labyrinth wie frei in einem Raume enthalten ist, der der Lücke zwischen *Dura* und *Pia mater* verglichen werden kann.

Entstehung der Höhlen des knöchernen Labyrinthes.

Die Art und Weise, wie dieser Raum sich bildet, verdient besondere Beachtung, indem dieselbe als Typus für viele Hohlraumbildungen beim Menschen und bei Tieren (Unterarachnoidealraum, Höhlen der Schleimbeutel, Sehnenscheiden, freie Räume in der Schädelhöhle von Fischen, Hauträume der Batrachier u. s. w.) betrachtet werden darf. Mit dem Wachstume des epithelialen Teiles des Labyrinthes wuchert auch seine bindegewebige Hülle und gewinnt bald eine beträchtliche Dicke. Zugleich scheidet sich dieselbe in drei Lagen, zwei festere und dünnere außen und innen und eine mittlere weichere Masse, die, vor allen an Umfang zunehmend, bald die andern an Mächtigkeit weit übertrifft. Untersucht man diese Lage mit starken Vergrößerungen, so erkennt man leicht, dass dieselbe aus dem von mir so genannten gallertigen Bindegewebe (Schleimgewebe, Virchow), d. h. aus einem Netzwerk

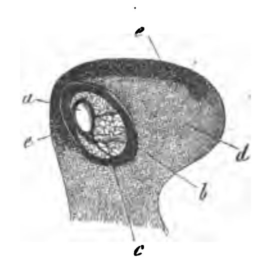


Fig. 208.

Fig. 208. Querschnitt des oberen halbkreisförmigen Kanales eines sechs Monate alten menschlichen Embryo, vergr. *a* bindegewebige Hülle des *Tubulus membranaceus*, dessen Epithel nicht erhalten ist; *b* Periost des im Knorpel ausgegrabenen Kanales; *c* Gallertgewebe zwischen beiden; *d* Knorpel mit Verkalkung bei *c*.

von sternförmigen anastomosierenden Zellen mit rundlichen, von Flüssigkeit erfüllten Maschen besteht. Zur besseren Versinnlichung dieser Verhältnisse kann Fig. 208 dienen, welche den Querschnitt des oberen halbkreisförmigen Kanales eines sechsmonatlichen menschlichen Embryo samt dem umgebenden Knorpel darstellt. *a* ist die bindegewebige Hülle des *Tubulus membranaceus*, dessen Epithel an diesem Präparate ausgefallen war, *b* das Periost des Kanales im Knorpel und die mächtige helle Schicht *c* das Gallertgewebe. Aus diesem Gallertgewebe nun bildet sich nach und nach der Hohlraum, der später den häutigen halbkreisförmigen Kanal umgibt in der Art, dass die Maschen desselben nach und nach größer werden und endlich zusammenfließen, wobei das Zellennetz teils gesprengt, teils nach beiden Seiten an die betreffenden Wandungen angepresst wird, wo es noch beim Erwachsenen oft in sehr deutlichen Überresten zu erkennen ist.

§ 38.

Spätere Ausbildung des Labyrinthes.

Bildung der Schnecke.

Zur Schilderung der letzten Umwandlungen des Labyrinthes übergehend, besprechen wir in erster Linie die Schnecke. In ihrer frühesten Anlage ist die Schnecke, wie wir sahen, eine einfache längliche Ausbuchtung der primitiven Labyrinthblase, die zuerst (Fig. 204) weder durch Gestalt noch Lage an die spätere Schnecke erinnert. Bald aber wächst innerhalb der noch weichen Umhüllung der Schneckenkanal in die Länge und krümmt sich immer mehr medianwärts, bis er so horizontal in der Schädelbasis drin liegt, wie Fig. 206 zeigt, und somit eine Lage und Form darbietet, welche fast auf ein Haar die Verhältnisse der Vögel wiedergibt. Die vogelähnliche Schnecke der niedrigsten Säugetiere (*Echidna, Ornithorhynchus*) muss auf dieser Stufe stehen bleiben, bei den übrigen Säugern und beim Menschen dagegen wächst das Rohr weiter, und zwar in der bekannten Spiralkrümmung, während zugleich die umgebende festere Schädelwand mitwuchert, so jedoch, dass sie immer, von außen besehen, eine einfache Kapsel um das Schneckenrohr darstellt, während ihre Elemente im Innern gewissermaßen ausweichen und dem weichen Rohre Raum lassen. In der achten Woche hat beim menschlichen Embryo der Schneckenkanal schon eine ganze Windung, deren Ende nicht in derselben Ebene liegt wie der Anfang, und in der elften bis zwölften Woche ist das Rohr vollkommen ausgebildet. Die knorpelige Umhüllung ist in der achten Woche von außen gesehen eine kleine linsenförmige Kapsel, die durch ein dünneres Knorpelblatt mit

der Mitte der knorpeligen Schädelbasis zusammenhängt und nach unten leicht konvex vorspringt, während sie nach oben zum Teil schwach vertieft ist und hier durch eine Öffnung den Hörnerven aufnimmt. Im dritten Monate wird das ganze knorpelige Labyrinth massiger und zeigt am Ende desselben schon eine bedeutende rundliche Auftreibung da, wo die Schnecke sitzt, die nun auch nach oben vortritt (Fig. 136).

Um die inneren Veränderungen der Schnecke richtig aufzufassen, gehen wir von der in Fig. 209 wiedergegebenen Schnecke eines acht Wochen alten menschlichen Embryo aus. Hier zeigt das knorpelige Labyrinth in der Gegend der Schnecke eine einfache Höhle, deren Innenwand noch in keiner Weise die Gestalt des kaum mehr als eine Windung beschreibenden Schneckenkanales wiedergibt, sondern ohne alle Vorsprünge ist. Erfüllt wird diese Höhle erstens von dem Epithelialrohre des Schneckenkanales, das jetzt noch im Querschnitte fast ganz rund und im Verhältnisse zur ganzen Schnecke auch sehr weit ist und an der oberen Seite, wo später die *Scala tympani* liegt, eine viel größere Dicke besitzt, und zweitens von einer bindegewebigen Lage, die als Umhüllung des Schneckenkanales und als Träger des Schneckennerven erscheint, dessen großes *Ganglion* schon in die Aushöhlung der ersten Windung sich erstreckt. Eine solche Schnecke hat mithin weder Treppen noch ein Spiralblatt und auch keine knorpelige, spiralig gewundene Knorpelhülle. Fragt man, wie diese Schnecke aus der in Fig. 206 gezeichneten hervorgegangen ist, so ist die Antwort nicht schwer. Vor allem ist zu berücksichtigen, dass der Säugetierschnecke schon von der ersten Zeit ihrer Bildung an der *Nervus cochleae* mit einem großen *Ganglion*, das ich *Ganglion spirale* nenne, dicht anliegt. Wenn nun der Schneckenkanal anfängt spiralig auszuwachsen, folgt das *Ganglion* demselben genau und zieht sich strangförmig aus, und während dies geschieht, beginnt auch eine histologische Differenzierung der anfangs

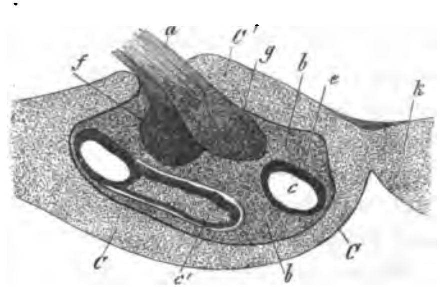

Fig. 209.

Fig. 209. Querschnitt durch die Schnecke eines acht Wochen alten menschlichen Embryo, vergr. dargestellt. *CC* unterer, *C'* oberer Teil der knorpeligen Kapsel der Schnecke; *k* ein Teil des knorpeligen Körpers des Keilbeines mit der Schnecke unmittelbar verbunden; *a Acusticus; g* Ganglion desselben; *e* verdickter Teil des Epithels des Schneckenkanales *c; bb* bindegewebige Ausfüllungsmasse im Innern der knorpeligen Schnecke; *f Facialis; c* Ende des *Canalis cochlearis.*

gleichartigen und weichen Kapsel um die Schnecke, so dass dieselbe in eine äußere festere Knorpellage und eine innere weich bleibende bindegewebige Umhüllung des epithelialen Schneckenkanales und des *Nervus cochleae* samt seinem *Ganglion* sich scheidet, und dann ist der Zustand gegeben, den Fig. 209 darstellt.

Die Umwandlung der eben geschilderten einfachen Schnecke zu den späteren Formen lässt sich kaum erraten, und zeigt dieser Fall deutlich, wie schwer es ist, den Entwickelungsgang eines Organes *a priori* zu konstruiren. Und doch sind, wenn man die Natur einmal befragt hat, die Verhältnisse so äußerst einfach und wird es an der Hand der Fig. 210 nicht schwer fallen, das weitere zu begreifen. Diese Schnecke eines Kalbsembryo von 8,4 cm Länge, die schon ihre volle Zahl von Windungen besitzt, zeigt fürs erste, dass, während der epitheliale Schneckenkanal seine volle Länge erreicht, auch das knorpelige Schneckengehäuse mitwächst und zwar so, dass seine innere Höhle zwar immer noch einfach bleibt, aber doch schon an der Wand eine spiralige Furche ausgegraben zeigt, die auf dem Durchschnitte durch Vorsprünge (*v v*) bezeichnet wird. Weiter ist dann besonders die ungemeine Zunahme des inneren Bindegewebes bemerkenswert, infolge deren der epitheliale Schneckenkanal (*a*), der immer an der Peripherie des Binnenraumes der knorpeligen Kapsel bleibt, einen verhältnismäßig viel kleineren Raum einnimmt als früher, obschon seine absolute Größe nicht abgenommen hat. Diese Zunahme hängt zusammen mit der mächtigen Entwickelung der Nerven und Blutgefäße des Organes. Letztere finden sich nun in großer Menge vom inneren Gehörgange her eintretend und verbreiten sich sowohl im Innern als auch in einer Art *Perichondrium*, das die gesamte Höhle der knorpeligen Kapsel als eine zusammenhängende Schicht auskleidet. Der Schneckennerv dringt ebenfalls weit ins Innere hinein und zeigt nun sein *Ganglion spirale* in einen langgezogenen, annähernd cylindrischen Strang umgewandelt, der wie der Schneckenkanal gewunden ist und in Fig. 210 bei *gg* im Querschnitte gesehen wird. Eine genaue Untersuchung dieser Schnecke lässt nun ferner noch erkennen, dass in derselben auch die Spindel, das Spiralblatt, die Treppen und die bindegewebige Auskleidung derselben wenigstens in den ersten Spuren angedeutet sind. Man findet nämlich, dass das innere Bindegewebe der Schnecke, das in Fig. 209 noch eine zusammenhängende und gleichartige Masse darstellte, nun in folgende Teile sich geschieden hat: 1) eine in der Gegend der späteren Spindel gelegene Achse, welche die größeren Gefäße und Nervenstämme enthält; 2) eine Umhüllung des Schneckenkanales selbst (*a*), welche in allen Windungen der Schnecke deutlich ausgeprägt ist;

3) dichtere, plattenartige Züge *sp*, die von der Achse der Schnecke gegen den Schneckenkanal verlaufen, Gefäße und das *Ganglion spirale* enthalten und von denen der in der ersten halben Windung enthaltene Zug schon so entwickelt ist, dass er deutlich als Anlage des Spiralblattes erscheint; 4) eine äußere, am Knorpel anliegende Membran (*p*), das innere *Perichondrium* der Schnecke, die Andeutungen von Scheidewänden (*s*) zwischen die einzelnen Windungen des Schneckenkanales in der Richtung gegen die Achse der Schnecke entsendet, und 5) endlich eine gallertige Substanz (*m*), die jedoch nur in der ersten halben Windung deutlich ist, die um den Schneckenkanal und die Anlage des Spiralblattes sich gebildet hat und die erste Anlage der Treppen bezeichnet. Diese Gallertsubstanz bietet genau denselben Bau dar wie diejenige des Vorhofes und der halbkreisförmigen Kanäle und führt ebenfalls wie dort einzelne Blutgefäße. Da, wo diese Substanz vorhanden ist, lässt sich auch der Gegensatz zwischen dem *Modiolus* und den äußeren Teilen am deutlichsten erkennen, doch ist auch an den andern Gegenden die Achse des Organes durch ihren Reichtum an Gefäßen und Nervenzügen vor den andern Teilen ausgezeichnet.

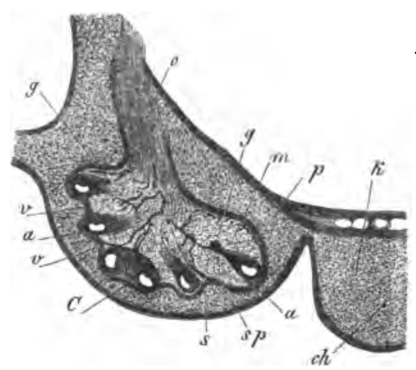


Fig. 210.

Die Verhältnisse des Schneckenkanales selbst lassen sich nur an stärker vergrößerten Präparaten erkennen und lege ich daher noch Fig. 211 vor. Dieselbe zeigt, dass das Epithel des Schneckenkanales an der Seite der Schneckenbasis viel dicker ist als an der andern, sowie dass dasselbe dort eine größere und zwei kleinere Aufwulstungen darbietet (*e' e'' e'''*). Besonders auffallend ist das Vorkommen einer hellen strukturlosen Schicht (*m*) auf dem größeren Epithelialwulste, die sich

Fig. 210. Frontaler Schnitt durch die Schnecke eines 8,4 cm langen Kalbsembryo, vergr. dargestellt. *C* knorpelige Kapsel der Schnecke; *v* Vorsprünge derselben nach innen, die eine spiralige Furche begrenzen; *k* knorpeliger Keilbeinkörper, mit *C* direkt zusammenhängend; *o Acusticus; g Ganglion spirale* desselben, bei drei Querschnitten von Windungen erkennbar; *a* epithelialer Schneckenkanal mit seiner Faserhülle; *sp* Andeutung der *Lamina spiralis*, ein derberer Bindegewebszug mit Nerven und Gefäßen; *s* Andeutung einer häutigen Scheidewand zwischen zwei Windungen; *p* inneres *Perichondrium* der knorpeligen Schnecke; *m* Gallertgewebe zwischen demselben und dem Schneckenkanale und der *Lamina spiralis*, Vorläufer der *Scalae*; *ch Chorda*.

leicht isoliert und von der Fläche als eine feinstreifige Membran ergibt, die nichts anderes als die Cortische Membran ist, welche mithin, da sie innerhalb des epithelialen Schneckenkanales sich entwickelt, die Bedeutung einer Zellenausscheidung oder einer Kutikularbildung besitzt. Das Epithel des Schneckenkanales besteht übrigens in diesem Stadium bei Kalbsembryonen an der dünneren Seite aus pflasterförmigen niedrigen, an der andern aus langen cylindrischen Zellen.

Bildung der *Scalae.*

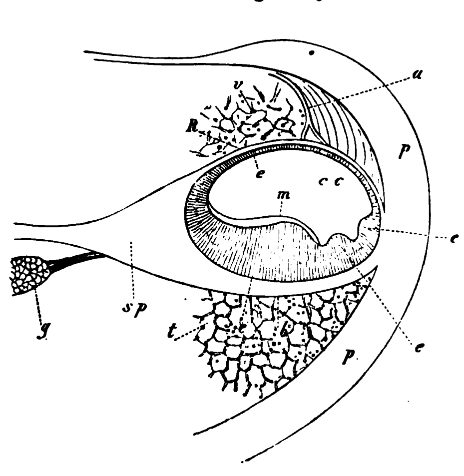


Fig. 211.

Ist nun einmal die Entwickelung der Schnecke so weit klar, so sind die letzten Stadien nicht schwer zu begreifen. Das nächste, was geschieht, ist die Bildung der Treppen. Zuerst entstehen im Gallertgewebe um den Schneckenkanal größere Hohlräume, welche bald zusammenfließen und dann das Netzwerk sternförmiger Zellen immer mehr gegen das *Perichondrium*, die häutigen *Septa* der Windungen, das Spindelblatt und den *Modiolus* drängen, welche letzten drei Teile zugleich mit diesen Vorgängen auch erst recht deutlich werden (Fig. 212). Zugleich wächst auch der Knorpel der äußeren Kapsel etwas weiter in die Scheidewände der Windungen in der Richtung gegen die Spindel vor, ich habe jedoch nie, auch im sechsten Monate nicht, zu welcher Zeit die Ossifikation der Schnecke beim Menschen gut im Gange ist, die knorpeligen *Septa* entwickelter oder gar in der Mitte vereinigt gesehen, auch muss ich nach meinen Erfahrungen, mit welchen alle späteren Untersuchungen

Fig. 211. Ein Stück der ersten Schneckenwindung von einem 8,4 cm langen Kalbsembryo im Querschnitte, 100mal vergrößert dargestellt (vergl. Fig. 210, die von demselben Embryo stammt). *p, p* inneres *Perichondrium* der Knorpelkapsel der Schnecke; *t* Gallertgewebe, an der Stelle der späteren *Scala tympani* nicht ausgezeichnet; *v* ein Teil desselben Gewebes, das die *Scala vestibuli* erfüllt; *g Ganglion spirale*, nicht ganz ausgezeichnet, mit einem davon ausgehenden Nervenstämmchen; *sp* Anlage der *Lamina spiralis ossea; b Membrana basilaris* oder untere bindegewebige Wand des Schneckenkanales *cc; R* obere bindegewebige Wand desselben oder Anlage der von mir so genannten Reissnerschen Membran; *a* ein zu dieser gehendes Gefäß, in dessen Gegend das *Perichondrium* viel dicker ist; *e* dünnes Epithel des Schneckenkanales an der Reissnerschen Membran; *e', e'', e'''* Epithelialwülste auf der *Membrana basilaris; m* Cortische Membran, auf dem größeren Wulste aufliegend.

übereinstimmen, leugnen, dass der *Modiolus* und das Spindelblatt jemals aus Knorpel bestehen. Der Schneckenkanal nimmt mit dem Wachstume der Schnecke und der Ausbildung der Treppen nicht auch gleichmäßig an Weite zu und erscheint daher relativ um so kleiner, je mehr das Organ seiner letzten Ausbildung sich nähert. Die bemerkenswerteste Umwandlung in seinem Bereiche ist die, dass die bindegewebige Hülle des Schneckenkanales an seiner inneren, mit der *Lamina spiralis* verbundenen Wand, die schon vorher auffallend verdickt war, zu den Zähnen der ersten Reihe hervorwuchert, die beim Menschen schon im vierten Monate deutlich sind (Fig. 213 *c'*). Um dieselbe Zeit wird auch die *Lamina spiralis membranacea* im engeren Sinne (*M. basilaris Claudius*) und das *Ligamentum spirale* mit der *Stria vascularis* sichtbar, während die untere oder vestibuläre Wand des Schneckenkanales immer noch so deutlich ist wie früher und einwärts von den Zähnen der ersten Reihe im Zusammenhange mit dem Bindegewebe der *Habenula sulcata* von Corti entspringt, von wo auch die Cortische Membran dicker als früher ihren Ursprung nimmt. Über die Bildung der so zusammengesetzten Apparate in der Gegend der Nervenendigungen der Schnecke ergaben schon vor Jahren meine Untersuchungen wenigstens das wichtige Resultat, dass dieselben alle, mit alleinigem Ausschlusse der Enden der Acusticusfasern selbst, Produktionen des verdickten Teiles des Epithels der tympanalen Wand des Schneckenkanales sind, und bilden sich selbst die Cortischen Fasern, die beim Menschen im fünften Monate auftreten, in jedem ihrer Glieder aus verlängerten Epithelzellen hervor (Fig. 213).



Fig. 212.

Der embryonale Schneckenkanal ist dem Gesagten zufolge kein vergängliches Gebilde, sondern wandelt sich in den von Reissner beim Er-

Fig. 212. Senkrechter Durchschnitt durch die Schnecke eines älteren Kalbsembryo, deren Gehäuse mit Ausnahme einer kleinen knorpeligen Stelle schon verknöchert war, während die Spindel und Spirallamelle noch häutig waren. In allen Windungen ist der *Canalis cochlearis* sichtbar, dessen Höhe 0,56 mm, die Breite 0,59 mm betrug, wobei zu bemerken, dass die scheinbar größere Breite desselben in der Kuppel daher rührt, dass der Schnitt hier seitlich neben dem Spindelblatte vorbeiging. Im *Canalis cochlearis* sind die *Habenula sulcata* und die zwei Epithelialwülste auf der *Membrana basilaris* sichtbar. Vergr. 6mal. Breite der Schnecke an der Basis 8,26 mm, Höhe derselben 4,95 mm.

wachsenen entdeckten mittleren Kanal der Schnecke oder den *Canalis cochlearis* um, der als der wichtigste Teil der Schnecke anzusehen ist, indem die Schneckennerven in demselben enden.

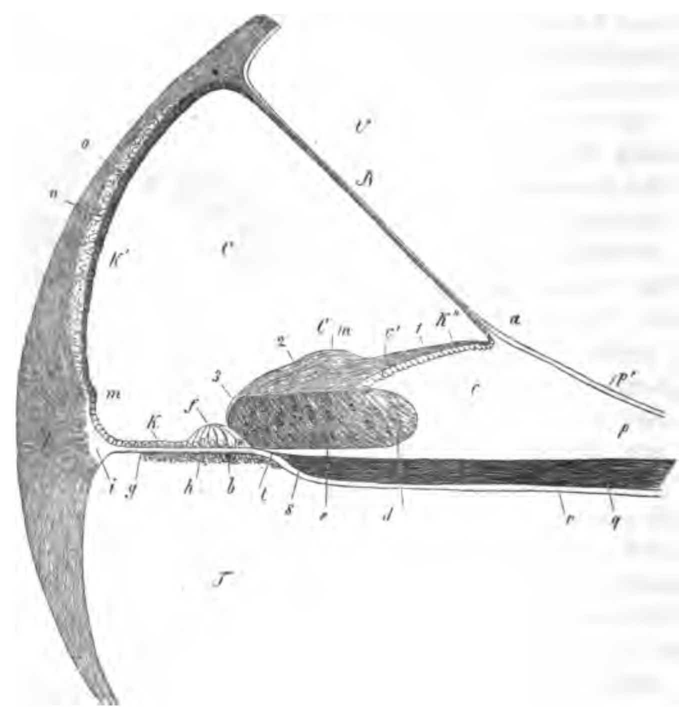


Fig. 213.

Fig. 213. *Canalis cochlearis* mit den angrenzenden Teilen von der in Fig. 212 dargestellten Schnecke, 100mal vergr. *C Canalis cochlearis* (embryonaler Schneckenkanal); *V Scala vestibuli; T Scala tympani; R* Reissnersche Haut; *a* Anfang derselben an einem Vorsprunge der *Habenula sulcata* oder des *Labium superius sulci spiralis c; b* Bindesubstanzschicht mit dem *Vas spirale internum* unten an der *Membrana basilaris; c' Crista acustica* mit den Gehörzähnen; *d Sulcus spiralis* mit dickem Epithel, das bis zum Cortischen, hier noch nicht ausgebildeten Organe *f* sich erstreckt; *e Habenula perforata* oder *Labium inferius sulci spiralis; Cm* Cortische Haut. 1. innerer dünnerer Teil derselben; 2. dicker mittlerer Teil; 3. dünneres vorderes Ende; *g Zona pectinata; h Habenula tecta* (*Habenula arcuata Deiters*); *k* Epithel der *Zona pectinata*, *k'* der äußeren Wand des *Canalis cochlearis*, *k''* der *Habenula sulcata*, zum Teil in den Furchen derselben gelegen und auf die Reissnersche Haut übergehend; *l Lig. spirale; i* heller Verbindungsteil desselben mit der *Zona pectinata; m* Vorsprung des *Lig. spirale* nach innen; *n* knorpelartige Platte; *o Stria vascularis; p* Periost der *Lamina spiralis*, später in der Tiefe verknöchernd; *p'* helle äußerste Schicht desselben, auf die Reissnersche Haut und das Periost der *Scala vestibuli* übergehend (ein Epithel auf der Seite der *Scala vestibuli* wurde in diesem Falle nicht ge-

In betreff der Schnecke ist nun noch ein Punkt zu besprechen, nämlich die Beziehung derselben zum übrigen Labyrinthe. Wie wir früher sahen, ist der Schneckenkanal ursprünglich ein Auswuchs des Gehörbläschens, und fragt es sich, ob diese Verbindung auch später sich erhält oder vergeht. Nach Böttchers Untersuchungen, die ich vollkommen bestätigt finde, bleiben alle Teile des Labyrinthes, der *Alveus communis*, die *Canales semicirculares*, der *Sacculus*, der *Canalis cochlearis* und der *Recessus labyrinthi* oder *Aquaeductus vestibuli*, im Zusammenhange, doch gestalten sich später die Verhältnisse so, dass der *Sacculus* vom *Utriculus* ganz sich abschnürt und beide nur durch die gabelig geteilte Einmündungsstelle des *Aquaeductus vestibuli* untereinander zusammenhängen, wie Fig. 214 dies darstellt. Somit zerfällt schließlich die einfache Labyrinthblase in zwei Hauptteile, den *Alveus communis* und die halbkreisförmigen Kanäle einerseits und den *Sacculus* und den *Canalis cochlearis* samt dem *Canalis reuniens* anderseits, zu welchen beiden physiologisch wohl sehr verschiedenwertigen Teilen dann noch ein beiden gemeinsamer Hilfsapparat, der *Aquaeductus labyrinthi* oder *Canalis endolymphaticus*, Hasse, sich gesellt. Der *Canalis cochlearis* besitzt an seinem Anfange, da, wo er an den *Canalis*

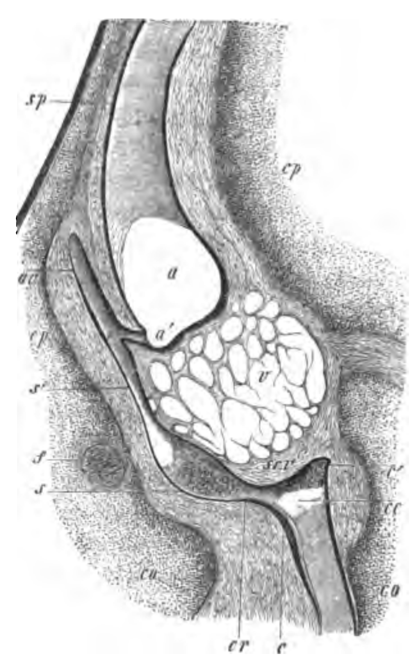


Fig. 214.

sehen); *q* ein Bündel des Schneckennerven; *s* Stelle, wo die dunkelrandigen Fasern aufhören; *t* blasse Fortsetzungen derselben in den Kanälen der *Habenula perforata*; *r* Periost der *Lamina spiralis* auf der Seite der *Scala tympani*, in einen Teil der tympanalen Wand des *Canalis cochlearis* sich fortsetzend.

Fig. 214. Frontalschnitt durch einen Teil des Labyrinthes eines Schweinsembryo von 9 cm, 13mal vergr. *a Alveus communis*; *av Aquaeductus vestibuli* (unterer Teil); *a'* Schenkel desselben zum *Alveus communis*; *s'* Schenkel desselben zum *Sacculus s*; *sp Canalis semicircularis superior*; *cr Canalis reuniens*; *v* Vorhofsraum mit Gallertgewebe erfüllt; *sc v* Anfang der *Scala vestibuli*; *cc Canalis cochlearis*; *c* Anfang des Cortischen Organes mit der Cortischen Membran; *c'* Blindsack am Anfange des *Canalis cochlearis*; *cp Cartilago petrosa* oberer Teil; *co* Anfang der knorpeligen Schnecke; *f* Facialis.

reuniens anstößt, einen kegelförmigen Anhang c', den Vorhofsblindsack, Reichert, und ist auch an seinem Ende vollkommen geschlossen, Kuppelblindsack, Reichert. Es hat somit die *Aquula auditiva interna*, die den Schneckenkanal erfüllt, keinen andern Ausweg als durch den *Canalis reuniens* in den *Sacculus*. Auf der andern Seite mündet die Vorhofstreppe und indirekt durch das *Helicotrema* auch die Paukentreppe in den den *Sacculus* und den *Utriculus* umgebenden Hohlraum des knöchernen Vorhofes. Die *Fenestra ovalis* und *rotunda* stehen in keinem inneren Zusammenhange mit der Bildung des Schneckenkanales und der Vorhofssäckchen und sind beide nichts als nicht verknorpelte Stellen der ursprünglichen Umhüllungsmasse des Labyrinthes, in welcher Beziehung jedoch hervorgehoben zu werden verdient, dass die *Fenestra ovalis* nie ohne den sie fast ganz erfüllenden Steigbügel gesehen wird, wogegen die *Fenestra rotunda* lange Zeit hindurch eine von mächtigen Weichteilen erfüllte Lücke der knorpeligen Schnecke darstellt.

Der *Utriculus*, *Sacculus* und die *Canales semicirculares* zeigen, nachdem sie einmal angelegt sind, abgesehen von der Bildung der dieselben später umgebenden lymphatischen Räume (Vorhofsraum), keine auffallenderen morphologischen Veränderungen mehr, weshalb ich auf folgende kurze Schilderung mich beschränke.

Maculae acusticae.

Am *Utriculus* und *Sacculus* treten die *Maculae acusticae* schon sehr früh auf, ebenso die Gehörhaare, die gallertige *Membrana tectoria* und die auf und in ihr liegenden *Otolithen*. Von den *Otolithen* finde ich, dass sie als ganz kleine punktförmige Körper auftreten und lange Zeit in dieser Form verharren, bis sie endlich an Größe zunehmen und allmählich eine krystallinische Form gewinnen.

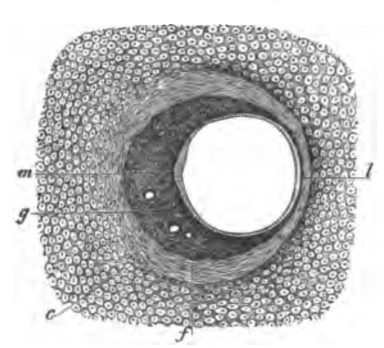


Fig. 215.

Ampullen und halbkreisförmige Kanäle unterscheiden sich schon sehr früh voneinander. An den letzteren erkennt man bei älteren Embryonen an der konkaven Seite höhere Cylinderzellen (Raphe, Hasse) und auch an der gegenüberstehenden Wand etwas dickere Pflasterzellen als an den Seitenwänden (Fig. 215).

In den Ampullen tritt bei älteren

Fig. 215. Querschnitt durch den *Canalis semicircularis externus* eines Kaninchenembryo von 24 Tagen, 41,5 mal vergr. *m Raphe tubuli membranacei*, Hasse; *l* gegenüberstehende höhere Pflasterzellen; *g* Gallertgewebe um den *Tubulus membranaceus*, das später schwindet; *f* Periost des späteren Knochens; *c Cartilago petrosa*.

Embryonen die *Membrana tectoria*, Hasse, oder *Cupula terminalis*, Lang, als zierliche, aber schwer zu erforschende Kutikularbildung auf, welche bisher bei den Säugetieren und dem Menschen nur von Hasse und mir bei Embryonen gesehen worden ist.

Aquaeductus vestibuli s. Canalis endolymphaticus.

Der *Recessus labyrinthi* oder *Aquaeductus vestibuli*, der *Canalis endolymphaticus*, Hasse, ist von Anfang an ein plattgedrückter Ausläufer des Ohrbläschens und zerfällt später in einen unteren kanalartigen Gang, den *Canalis s. Ductus endolymphaticus*, und einen oberen, stark verbreiterten Teil, den *Saccus endolymphaticus*, welcher letztere, wie Frontalschnitte zeigen, innerhalb der *Dura mater* seine Lage hat und, wie Untersuchungen der neuesten Zeit lehren, ebenso wie der *Ductus* im Knochen drin noch beim Erwachsenen unterhalb der *Apertura aquaeductus vestibuli* in der hinteren Schädelgrube sich findet.

Verknöcherung des Labyrinthes.

Die *Cartilago petrosa* zeigt bei ihrer Ossifikation das Auffallende, dass neben Knorpelverkalkungen und endochondralen Ossifikationen periostale Ablagerungen nicht nur an der Außenfläche des Knorpels, sondern auch an der Gesamtoberfläche aller das Labyrinth begrenzenden inneren Räume sich finden, sowie dass selbst die in diesen Räumen enthaltene Bindesubstanz zum Teil (*Modiolus*, *Lamina spiralis ossea*, Grund des *Meatus auditorius internus*) einer Ossifikation unterliegt, die mit den periostalen Bildungen zusammenhängt.

In ihrem gröberen Verhalten zeigt die Verknöcherung der *Cartilago petrosa* beim Menschen und bei Säugetieren das Übereinstimmende, dass dieselbe mit einer größeren Zahl von Knochenpunkten auftritt, welche jedoch keine größere Selbständigkeit besitzen, vielmehr schon vor dem Ende des embryonalen Lebens miteinander verschmelzen. Die knöcherne Pyramide vereint sich dann noch vor der Geburt mit der *Pars mastoidea*, in welcher selbständig zwei Knochenpunkte auftreten.

§ 39.

Entwickelung des mittleren und äußeren Ohres.

Allgemeines.

Das mittlere und äußere Ohr entwickelt sich in seinen Höhlungen unter wesentlicher Beteiligung der ersten Kiemenfurchen. Dieselben schließen sich in ihrem äußeren und inneren Abschnitte an der ventralen Seite, erhalten sich dagegen in ihrem dorsalen Teile in der Art, dass aus der primitiven Verschlussstelle das Trommelfell sich gestaltet. Aus der an der Außenfläche des Trommelfelles gelegenen Grube und ihren Wandungen entwickelt sich der *Meatus auditorius externus* und das äußere Ohr, während der mediale Rest der Kiemenfurche oder

der *Canalis pharyngo-tympanicus* die Paukenhöhle und die *Tuba Eustachii* liefert. — Die schon oben (§ 32) besprochenen und aus dem ersten und zweiten Kiemenbogen hervorgehenden Gehörknöchelchen liegen anfangs über und hinter der Paukenhöhle und kommen erst nachträglich scheinbar in die Paukenhöhle zu liegen, was auch von der *Chorda tympani*, dem *Stapedius* und den Bändern der *Ossicula* gilt.

Cavitas tympani.

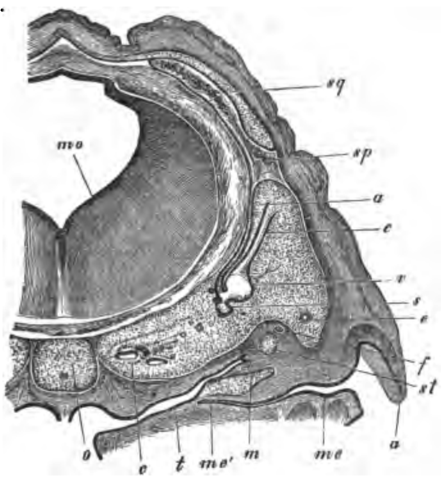


Fig. 216.

Die Paukenhöhle und die *Tuba Eustachii* entwickeln sich unzweifelhaft aus dem medialen Teile des hinteren Abschnittes der ersten Kiemenfurche, welcher jedoch nicht ohne weiteres und unmittelbar zu diesen Teilen sich umbildet, sondern in einen nach außen, oben und hinten gerichteten Fortsatz auswächst, der wesentlich zur Paukenhöhle sich gestaltet und daher *Canalis tubo-tympanicus* (*Sulcus t. t.*, Moldenhauer) genannt werden kann. Während dies geschieht, bildet auch der anfangs ganz seichte *Meatus externus*, der nicht allein durch Wucherungen seiner äußeren Umgebungen sich vertieft, einen ähnlichen entgegengesetzt gerichteten hohlen Fortsatz, und so entwickeln sich dann Verhältnisse, wie sie Fig. 216 wiedergibt. An diesem Frontalschnitte sieht man den *Meatus externus* horizontal bis fast zur Hälfte des *Canalis pharyngo-tympanicus* eindringen, dessen oberer, über dem Hammer *m* gelegener Teil den *Canalis tubo-tympanicus* darstellt. Der *Canalis pharyngo-tympanicus* oder die spätere *Tuba* und *Cavitas tympani* ist in diesem Stadium schon sehr eng und zwar am engsten in dem Abschnitte, der später zur Paukenhöhle wird, es vergrößert sich jedoch nach und nach sein tympanaler Teil in der sagittalen Richtung und gestaltet sich zu einem seitlich plattgedrückten Hohlraume, während die spätere *Tuba* mehr kanalartig bleibt. Dagegen verengern sich die Höhlungen dieser Räume in der

Fig. 216. Schädel eines Schafembryo von 27 mm in der Gegend des Gehörorganes frontal durchschnitten und 10,5mal vergr. *mo* Hinterhirn; *o* Occipitalknorpel mit Chorda; *c Cochlea; t Tuba; me Meatus auditorius externus; me'* Ende desselben; *m Malleus* mit Trommelfell; *c Canalis semicircularis superior; e C semicircularis externus; s Sacculus; st Stapes; f Nervus facialis; a Auricula; v Alveus communis; av Aquaeductus vestibuli* (ist durch Versehen nur mit *a* bezeichnet); *sp Sinus petrosus superior; sq Squama cartilaginea.*

Richtung von außen nach innen je länger je mehr, und nähern sich deren Wandungen bald so, dass dieselben sich berühren und das Lumen ganz oder nahezu ganz schwindet. Die Ausbildung dieser Verhältnisse hängt mit der Entwickelung eines eigentümlichen gallertigen Bindegewebes zusammen, welches bei Embryonen bis zur Geburt die Paukenhöhle und *Tuba* verschließt und auch die Gehörknöchelchen umhüllt und erst mit dem Eintritte der geatmeten Luft in die *Tuba* und Paukenhöhle einer gewöhnlichen Schleimhaut Platz macht, infolge welcher Veränderungen dann die Paukenhöhle sowohl an ihrer medialen Seite als nach oben und hinten an Umfang gewinnt und die *Ossicula* scheinbar in ihr Inneres zu liegen kommen, obschon dieselben, wie bekannt, allerwärts von der Schleimhaut bekleidet und doch eigentlich von außen in sie eingeschoben sind.

Tuba Eustachii.

Die *Tuba* ist bei jungen Embryonen kurz und hoch und bleibt während der ganzen Embryonalzeit im Verhältnisse zur Höhe kurz. Eigentümlich sind auch ihre große Paukenhöhlenmündung und das wenig vortretende enge *Ostium pharyngeum*, das lange Zeit hindurch dicht über der Wurzel des weichen Gaumens steht, sowie ihre mehr horizontale Lage. Der Knorpel der *Tuba* erscheint im vierten Monate als ein oben und medianwärts gelagertes Plättchen hyalinen Knorpels und scheint kein Teil des Primordialschädels zu sein.

Cellulae mastoideae.

Von den *Cellulae mastoideae* findet sich beim Neugeborenen nur die Hauptzelle (*Antrum Valsalvae*) in schwacher Andeutung und bilden sich die übrigen Räume erst zur Pubertätszeit weiter aus.

Membrana tympani.

Das Trommelfell ist anfänglich gar nicht als solches zu erkennen, und stecken bei jungen Embryonen die Gehörknöchelchen samt dem *Tensor tympani, Stapedius* und *Facialis* in einer dicken bindegewebigen Platte drin, die vom Grunde der *Tuba* bis zu der kleinen Einsenkung der Haut sich erstreckt, welche die erste Andeutung des äußeren Ohres ist (s. Fig. 207). Erst mit der Bildung des *Canalis tubo-tympanicus* und dem Einwachsen des *Meatus externus* in die Schädelwand entwickelt sich die die beiden Kanäle trennende Platte (Fig. 216), doch ist, auch nachdem diese Hohlräume schon weit entwickelt sind, das eigentliche Trommelfell nur in mäßiger Ausdehnung gebildet. Der untere Teil der Membran bildet sich schon vor der Geburt weiter aus, wogegen der obere Abschnitt (*Membrana flaccida*) erst mit der letzten Entwickelung der Paukenhöhle nach der Geburt ganz deutlich wird. Bei menschlichen Embryonen steht das Trommelfell nahezu horizontal, und ist noch am Ende der Fötalperiode diese Lage sehr ausgesprochen.

Membrana tympani secundaria.

Die *Membrana tympani secundaria*, die das runde Fenster

schließt, ist schon bei jüngeren Embryonen zu erkennen und stellt eine nicht verknorpelte Stelle der *Cartilago petrosa* dar.

Äußeres Ohr. Vom äußeren Ohre ist in erster Linie die äußere Ohröffnung und die Ohrmuschel zu erwähnen. Letztere entsteht durch eine Wucherung der äußeren Haut, in welcher schon früh ein vom Primordialschädel ganz unabhängiger klein- und dichtzelliger Knorpel erscheint, der später bei größeren Säugern und beim Menschen zu Netzknorpel sich umwandelt.

Äußerer Gehörgang. Der äußere Gehörgang entsteht in seinem knorpeligen Teile durch eine Wucherung der knorpeligen Ohrmuschel, unter Mitbeteiligung eines selbständig auftretenden Knorpelstückchens, wogegen der *Meatus osseus*, unter Anteilnahme der Schuppe und des Zitzenteiles, wesentlich aus einer Umbildung des schon früher erwähnten *Annulus tympanicus* in die Röhrenform hervorgeht, bei welcher an seiner vorderen unteren Wand anfänglich eine Lücke auftritt (im zweiten Jahre), die früher oder später, im ersten oder zweiten Dezennium, sich schließt. Der äußere Gehörgang besitzt bei Embryonen des Menschen und von Säugern keine Lichtung (Fig. 216 bei *me'*), und ebenso ist auch die äußere Ohröffnung geschlossen, und zwar an beiden Orten durch die stark gewucherte Epidermis.

Glandulae ceruminosae. Die Ohrenschmalzdrüsen sind nach meinen Erfahrungen schon im fünften Monate in ihren Anlagen sichtbar und entwickeln sich nach dem Typus der Schweißdrüsen, von denen später gehandelt werden wird.

C. Geruchsorgan.

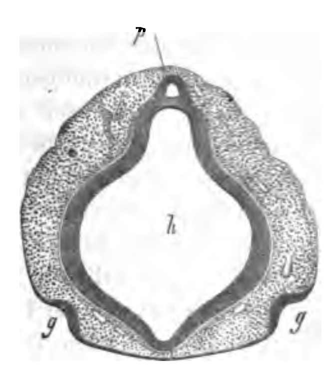
§ 40.

Allgemeines. Das Geruchsorgan entwickelt sich aus den schon früher bei Besprechung der jüngsten menschlichen Embryonen geschilderten Geruchsgrübchen oder primitiven Riechgruben, welche in ähnlicher Weise als Einwucherung des Hornblattes entstehen wie die Gehörgrube und Linsengrube und über der Mundspalte am vordersten Teile des Kopfes ganz selbständig sich entwickeln [siehe Fig. 144 vom Menschen, 217 vom Hühnchen, ferner His l. s. c. von einem Embryo von 4 mm, Taf. VIII, Fig. 5—8, und einem von 7,5 mm, Taf. I, Fig. 2, Taf. IV, Fig. 10—14, Taf. VII, Fig. A 4, und Kölliker (Züricher Festschrift) von Embryonen von 8,0 und 8,5 mm, Fig. 12 und 3]. In zweiter Linie bildet sich dann eine Vereinigung der Riechgruben mit der Mundhöhle und in dritter Linie trennt sich die Mundhöhle in zwei Abschnitte, von denen der obere zum respiratorischen Abschnitte der Nasenhöhlen

wird, während aus den primitiven Riechgruben das eigentliche Labyrinth des Geruchsorganes entsteht.

Geruchsgrübchen.

Die primitiven Geruchsgrübchen, die bei Säugern und Vögeln in derselben Weise auftreten wie beim Menschen, erhalten sich nur



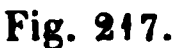

Fig. 217.



Fig. 218.

kurze Zeit, und findet man beim menschlichen Embryo schon in der fünften Woche eine Furche, die Nasenfurche, welche äußerlich vom unteren Ende der Grübchen zur Mundhöhle verläuft. Bald nimmt dann auch das Gesicht die schon früher beschriebene Gestalt an, die wir durch Fig. 218 hier wieder in Erinnerung bringen, und zeigt nach innen von der Nasengrube (*n*) und der Nasenfurche, die nicht bezeichnet ist, den Stirnfortsatz *st* mit dem inneren Nasenfortsatze und nach außen davon den äußeren Nasenfortsatz *an* und den Oberkieferfortsatz *o*. Die Nasengrube *n* ist in der Tiefe blind geschlossen und steht einzig und allein durch die ganz oberflächlich gelegene Nasenfurche mit der primitiven Mundhöhle in Verbindung. Verglichen mit dem Hühnchen ist beim Menschen der Stirnfortsatz schmäler und vor allem der Oberkieferfortsatz mehr quer gestellt, woher es dann kommt, dass derselbe nicht mit der Spitze, sondern mit seinem oberen Rande an den äußeren Nasenfortsatz anstößt. In der zweiten Hälfte des zweiten Monates schließt sich die Nasenfurche (Fig. 141) und öffnet sich dann das Geruchslabyrinth durch die inneren Nasengänge (primitiven Gaumenspalten, Dursy) mit zwei engeren Öffnungen ganz vorn in die primitive Mundhöhle.

Nasenfurche.

Innere Nasengänge.

Fig. 217. Frontalschnitt durch den Kopf eines Hühnerembryo von drei Tagen und sechs Stunden, 40mal vergr. *h* Vorderhirn und oberer hinterer Teil des Zwischenhirnes; *p* Zirbelanlage; *g*, *g* Geruchsgrübchen.

Fig. 218. Kopf eines sechs Wochen alten menschlichen Embryo von vorn und unten, vergrößert. *u* Stelle, wo der Unterkiefer sass; *o* Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; *an* äußerer Nasenfortsatz; *n* Nasengrube; *st* Stirnfortsatz; *g* Ausstülpung der Rachenschleimhaut (Hypophysistasche).

Dieses Stadium hat jedoch nur kurzen Bestand, denn schon am Ende des zweiten Monates beginnt der Gaumen sich zu bilden (Fig. 219), mit dessen Vollendung dann die primitive Mundhöhle in zwei Abschnitte, einen oberen respiratorischen, den ich Nasenrachengang (*Ductus naso-pharyngeus*) heiße, und einen unteren digestiven, die eigentliche Mundhöhle, zerfällt. Entfernt man bei einem neun bis zehn Wochen alten Embryo, dessen Gaumen schon gebildet ist, denselben und betrachtet man die Nasenhöhle von unten, so findet man vorn zu beiden Seiten des noch ganz kurzen Septum und der Pflugschar die inneren Nasenlöcher oder Nasengänge deutlich in Gestalt kurzer Spalten, die aufwärts in die Labyrinthe führen und nach vorn mit dem äußeren Nasenloche ausmünden; später aber vergeht mit dem Wachstume des Labyrinthes diese Spalte als ein besonderes, von den benachbarten Teilen scharf abgegrenztes Gebilde, und erscheint dann der Nasenrachengang mit dem embryonalen inneren Nasenloche zusammen als unterer Nasengang. Immerhin erkennt der Kundige selbst noch beim Erwachsenen das fötale innere Nasenloch in der langen engen Spalte, die zwischen der unteren Muschel und dem Septum durch aufwärts zum Labyrinthe führt. Die Nasengaumengänge (*Ductus nasopalatini*) im *Canalis incisivus* oder die Stensonschen Gänge, die aus der Anatomie des Erwachsenen bekannt sind, sind ein Rest der ursprünglichen Verbindung zwischen der Mundhöhle und dem unteren respiratorischen Abschnitte der Nasenhöhle, doch ist zu bemerken, dass dieselben beim Menschen wider alles Erwarten auch bei Embryonen nie von einer größeren Weite gefunden werden.

Nasenrachengang.



Fig. 219.

Nasengaumengänge.

Weitere Entwickelung des Geruchslabyrinthes.

Das Labyrinth des Geruchsorganes entwickelt sich ganz und gar aus dem die fötale Riechgrube auskleidenden Hornblatte, das wir das Riechsäckchen nennen können, unter Mitbeteiligung des vordersten Schädelendes. Während letzteres zum Stirnfortsatze und den äußeren Nasenfortsätzen hervorwächst, vergrößert sich auch das Säckchen in entsprechender Weise, und entsteht so nach und nach eine tiefer eindringende Grube. Der Stirnfortsatz wandelt sich dann zur knorpeligen Scheidewand der Nasengegend des Primordialschädels um, an welcher später als Deckknochen der *Vomer* und die Zwischenkiefer sich ausbilden,

Fig. 219. Kopf eines menschlichen Embryo aus der achten Woche von unten, vergrößert. Der Unterkiefer ist weggenommen, um die große Spalte in der Mundrachenhöhle *mr* zu zeigen, welche später durch Vortreten und Verwachsen der Gaumenfortsätze *g* geschlossen wird. *an* äußere Nasenöffnungen; *in* innere Nasenöffnungen oder Ausmündungen des Labyrinthes, von den Choanen wohl zu unterscheiden.

und aus den im Zusammenhange mit dem oberen Rande des *Septum* verknorpelnden äußeren Nasenfortsätzen gestalten sich die Siebbeinlabyrinthe und die seitlichen Teile der äußeren Nase, an denen als Belegknochen die Thränen- und Nasenbeine entstehen. Die Muscheln treten schon im zweiten Monate als knorpelige Auswüchse der Seitenteile der knorpeligen Nase auf, mit deren Weiterwuchern das Hornblatt des Riechsäckchens immer gleichen Schritt hält. Im dritten Monate ist das Labyrinth schon in allen seinen wesentlichen Teilen zierlich ausgeprägt, immerhin fehlen noch alle Nebenhöhlen. Die Entwickelung derselben anlangend, so bilden sich dieselben schon am knorpeligen Nasengerüste aus und sind alle in erster Linie von Knorpel umgebene Ausbuchtungen der Nasenschleimhaut, die keinerlei Beziehungen zu den benachbarten Knochen zeigen. Eine Zeitlang wachsen dann die knorpeligen Kapseln der betreffenden Höhlen zusammen mit der Schleimhaut weiter, während zugleich die benachbarten Belegknochen eine äußere Hülle um dieselben bilden, zuletzt aber schwinden die Knorpelkapseln, ohne zu verknöchern, und werden von nun an die Nebenhöhlen der Nase von den betreffenden Belegknochen unmittelbar begrenzt, an denen dann zur Aufnahme der immer weiter wuchernden Schleimhautaussackungen ebenfalls Höhlungen sich ausbilden, die nach meinen Erfahrungen in derselben Weise entstehen wie alle Resorptionslücken von Knochen. Am frühesten fällt die Bildung der *Sinus ethmoidales* im knorpelig vorgebildeten Siebbeine und des *Antrum Highmori*, die schon beim sechs Monate alten Fötus in der ersten Anlage begriffen sind und von denen erstere bei der Geburt schon ganz gut ausgeprägt sind, wogegen die volle Ausbildung der Highmors-

Nebenhöhlen des Riechorganes.

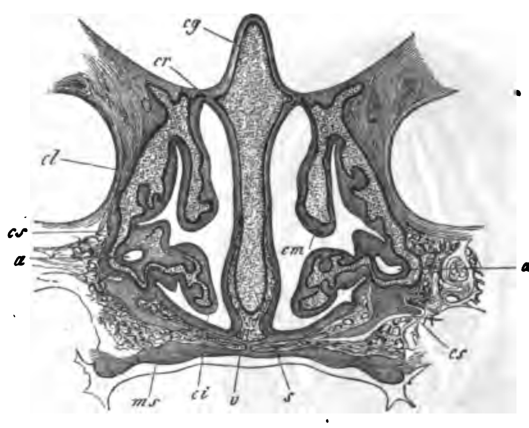


Fig. 220.

Fig. 220. Frontalschnitt durch die Nasenhöhlen eines menschlichen Embryo von fünf Monaten in der Gegend des *Antrum Highmori*. Zur Seite die Augenhöhlen, unten die Mundhöhle. Vergr. 4mal. *cg Crista galli; cr Foramina cribrosa; cl* seitliche Nasenknorpel; *cs* knorpelige Wand des *Sinus maxillaris a; cm Concha media; ci Concha inferior; ms Maxilla superior; s Septum cartilagineum; v Vomer.*

höhle erst mit der Vollendung des Wachstums eintritt. Von den *Sinus sphenoidales* gibt Virchow an, dass sie schon beim jungen Fötus angedeutet seien, was seine vollkommene Richtigkeit hat, wenn die von knorpeligen Kapseln umgebenen primitiven Keilbeinhöhlen gemeint sind. Was dagegen die *Sinus sphenoidales* des Knochens betrifft, so habe ich bisher weder beim Fötus noch beim Neugeborenen eine Andeutung von ihnen gesehen. Überhaupt scheinen diese Höhlen in ihrer Entwickelung sehr vielen Wechseln ausgesetzt zu sein, denn während die einen Beobachter dieselben im zweiten Jahre schon finden, habe ich sie im fünften noch vermisst. Die *Sinus frontales* bilden sich ebenfalls erst nach der Geburt in einer nicht genau zu bestimmenden Zeit. Auf jeden Fall erreichen die beiden letztgenannten Höhlen erst zur Pubertätszeit eine größere Ausdehnung und ihre endliche Ausbildung in einer noch viel späteren Zeit.

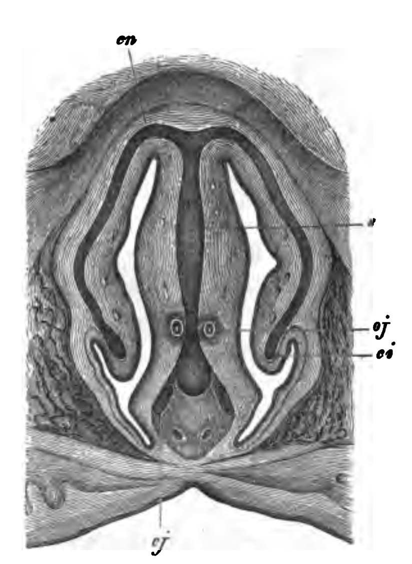


Fig. 221.

Eine besondere, mit den Geruchsorganen in Verbindung stehende Bildung sind die Jacobsonschen Organe, welche bei Säugern als zwei von Knorpelkapseln gestützte und in die Stensonschen Gänge einmündende Röhren am Boden der Nasenhöhle neben der Scheidewand ihre Lage haben und von Dursy und mir auch beim menschlichen Embryo (Fig. 221) und von mir auch beim Erwachsenen aufgefunden worden sind. Die Entwickelung dieser Organe anlangend, so ist dieselbe leicht nachzuweisen, und bilden sich dieselben als von Anfang an hohle Ausstülpungen der Nasenschleimhaut des *Septum*, für welche bei Tieren ein besonderer Anhang des Nasenknorpels als Umhüllung sich entwickelt. Bei einem menschlichen Embryo von acht Wochen fand ich die Jacobsonschen Organe auffallend groß und mit Ästen des Riechnerven versehen, die später nicht mehr vorhanden sind.

Jacobsonsche Organe.

Äußere Nase.

Die äußere Nase entsteht am Ende des zweiten Monates, nachdem

Fig. 221. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines viermonatlichen menschlichen Embryo, 8mal vergr. *s Septum narium cartilagineum; cn Cartilago lateralis narium; ci Cartilago conchae inferioris; cj* Pflugscharknorpel (*Cartilago Jacobsonii*); *oj Organon Jacobsonii.*

durch Verwachsen des äußeren und inneren Nasenfortsatzes das Nasenloch seinen unteren Rand erhalten hat (Fig. 141), durch das Hervorwachsen des vordersten Endes des Nasenteiles des Primordialschädels. Im dritten Monate findet man die Nasenlöcher durch eine Epithelwucherung verschlossen, die nach dem fünften Monate wieder vergeht.

Geruchsnerven.

Die Beteiligung des Nervensystemes an der Bildung des Geruchsorganes betreffend, so ist bereits aus Früherem bekannt, dass der *Lobus olfactorius* als Ausstülpung aus der ersten Hirnblase sich bildet. Von dem *Lobus* aus entwickeln sich dann die *Nervi olfactorii* in das Labyrinth hinein, während er selbst in den *Bulbus* und *Tractus* samt den *Radices* sich umbildet. Wie ich vor kurzem beim Menschen fand, bestehen die *Nervi olfactorii* primitiv in ihrer ganzen Länge aus kernhaltigen Bündeln feinster paralleler Achsencylinder, welche Bündel den Achsencylindern anderer Nervenfasern zu vergleichen sind, während die Kerne denen von Nervenzellen entsprechen und eine kernhaltige Schwannsche Scheide fehlt.

Vergleichung des Geruchsorganes mit dem Auge und Ohre.

Vergleichen wir zum Schlusse noch das Geruchsorgan mit den andern höheren Sinnesorganen, so finden wir, dass bei demselben, wie beim Auge und Ohre, eine Einstülpung des Hornblattes eine Hauptrolle spielt. In der mächtigen Entfaltung dieser Einstülpung übertrifft das Geruchsorgan selbst noch das Ohr, dagegen schnürt sich dieselbe nie ganz ab, sondern bleibt immer in Verbindung mit dem äußeren Hornblatte und der Epidermis. Von einer Einstülpung der *Cutis* bei der ersten Bildung der Riechsäckchen ist nichts zu sehen, dagegen ist unzweifelhaft, dass schon sehr früh eine mesodermatische Hülle an denselben auftritt, die bald eine besondere Mächtigkeit erlangt und viele Blutgefäße entwickelt. Im nervösen Apparate stimmt das Geruchsorgan bis zu einem gewissen Grade mit dem Auge überein, indem der hohle *Lobus olfactorius* mit der primitiven Augenblase und dem *Nervus opticus* (nicht mit dem *Tractus opticus*) verglichen werden kann, weicht dagegen ganz vom Gehörorgane ab. Bei allen drei Sinnesorganen kommen noch Umhüllungen von seiten des mittleren Keimblattes dazu, die freilich bei keinem so ausgedehnt sind wie bei dem hier geschilderten Apparate. — Mit Bezug auf die vergleichende Anatomie endlich will ich noch daran erinnern, dass fast alle Hauptstadien der Nasenbildung des Menschen bei gewissen Tieren als bleibende sich finden. Besonders erwähnenswert sind die geschlossenen Riechgruben der Fische, die den embryonalen Riechgrübchen entsprechen, und die Geruchsorgane der Batrachier, die durch kurze Nasengänge vorn in eine große Mundhöhle einmünden, welche der primitiven Mundhöhle der Embryonen entspricht, während den übrigen Tieren ein verschieden entwickelter Gaumen und kürzere oder längere Nasenrachengänge zukommen.

IV. Entwickelung der äufseren Haut.

§ 41.

Allgemeines.

Die äußere Haut mit allen ihren Anhängen entwickelt sich von zwei Teilen aus, einmal vom Hornblatte her, das, wie früher geschildert wurde, dem äußeren Keimblatte angehört, und zweitens von einer oberflächlichen Schicht des mittleren Keimblattes aus, welche wir mit REMAK als Hautplatte bezeichneten und deren spezielles Verhalten in § 12 beschrieben ist. Aus dem Hornblatte gestalten sich die Epidermis, alle epidermoidalen Teile der Nägel und Haare oder der Horngebilde der Haut (bei Tieren die Krallen, Klauen, Hufe, Hörner, Stacheln, Federn, Schuppen u. s. w.), ferner die Drüsenzellen aller Hautdrüsen, während die Hautplatte die bindegewebigen und muskulösen Teile der Haut und der Hautorgane liefert und die Gefäße und Nerven dieser Teile trägt, die wie anderwärts von außen in dieselben sich hineinbilden.

Entwickelung der Oberhaut.

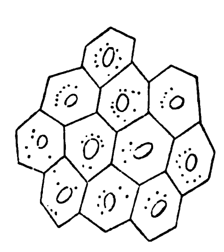


Fig. 222.

Die Oberhaut des Menschen besteht im ersten und im Anfange des zweiten Monates aus einer einfachen Lage sehr zierlicher, zart konturierter polygonaler Zellen von 27—45 μ Durchmesser. Unter denselben zeigen sich in einfacher zusammenhängender Schicht kleinere Zellen von 6,8 bis 9,0 μ als erste Andeutung der Schleimschicht. In weiterer Entwickelung verdickt sich die Epidermis des Embryo ziemlich rasch, indem sich durch Wucherung der kleinen Elemente bald mehrfache Zellenlagen bilden, die Schleimschicht an Stärke gewinnt und die Hornschicht durch Übergang der kleinen Zellen in größere Schüppchen sich verdickt.

Lederhaut.

Die Cutis besteht bei vier bis fünf Wochen alten Embryonen noch ganz und gar aus rundlichen und spindelförmigen Zellen und misst bloß 13—22 μ. Im vierten Monate entstehen die ersten Fetttr äubchen und die Leistchen an der *Vola manus* und *Planta pedis*. Die Papillen sieht man erst im sechsten Monate, zu welcher Zeit die *Cutis* schon 1 mm und darüber misst. Beim Neugeborenen ist besonders die Stärke des *Panniculus adiposus* auffallend, der relativ und zum Teil selbst absolut mächtiger ist als beim Erwachsenen.

Entwickelung der Haare.

Die Haare entwickeln sich am Ende des dritten oder im Anfange des vierten embryonalen Monates und zwar in der Weise, dass die Schleimschicht der Oberhaut kleine zapfenförmige Wucherungen nach

Fig. 222. Zellen der obersten Epidermislage eines zweimonatlichen menschlichen Embryo, 350mal vergrößert.

innen bildet, die sogenannten »Haarkeime« oder, genauer bezeichnet, die Anlagen der Haare und eines guten Teiles der Haarsäckchen namentlich der Wurzelscheiden. Diese beim Menschen sicherlich nicht hohlen Wucherungen der Epidermis (Fig. 223) erhalten von der *Cutis* eine Umhüllung, welche anfänglich nicht gerade als etwas Selbständiges auftritt, vielmehr erscheint, wie in allen diesen Fällen, die Epidermiswucherung

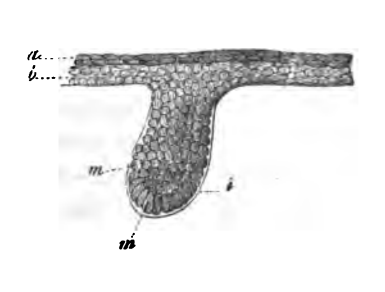


Fig. 223.



Fig. 224.

als das Wesentliche und Bestimmende, und tritt die Umhüllung durch die gefäßhaltigen Teile erst später mehr hervor und stellt dann den der *Cutis* angehörigen Teil des Haarbalges dar. Im weiteren Verlaufe nun gestalten sich die Wucherungen der Schleimschicht der Epidermis zu langen flaschenförmigen Gebilden, in deren Grund von der Anlage des Haarbalges aus eine Wucherung sich hineinbildet, die Anlage der »Haarpapille«, in der schon früh Gefäße sichtbar werden. Zugleich sondern sich die Epidermiszellen der Haaranlage im Grunde derselben in zwei Schichten, eine innere, in welcher die Elemente eine mehr gestreckte Form annehmen, Anlage des Haares und der inneren Wurzelscheide, und eine äußere, deren Zellen mit den Zellen der Schleimschicht in Verbindung bleiben und die äußere Wurzelscheide darstellen (Fig. 224). Endlich trennt sich die innere Lage, während sie sich verlängert, nochmals in zwei, das Haar und die innere Wurzelscheide (Fig. 225). Somit

Fig. 223. Haaranlage von der Stirn eines 16 Wochen alten menschlichen Embryo, 350mal vergr. *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht derselben; *i* strukturlose Haut außen um die Haaranlage herum, die sich zwischen Schleimschicht und *Corium* fortzieht; *m* rundliche, zum Teil längliche Zellen, welche die Haaranlage zusammensetzen.

Fig. 224. Anlage eines Augenbrauenhaare svon 0,49 mm, 50mal vergr., deren innere Zellen einen Kegel bilden, noch ohne deutliches Haar, aber mit angedeuteter Papille. *a* Hornschicht der Oberhaut; *b* Schleimschicht derselben; *c* äußere Wurzelscheide des späteren Balges; *i* strukturlose Haut außen an derselben; *h Papilla pili.*

bildet sich das Haar mit seinen Scheiden einfach durch Differenzierung der Zellen der primitiven soliden Epidermisanlage und erscheint schon in frühester Zeit als ein ganzes kleines Härchen mit Wurzel, Schaft und Spitze, welches jedoch zuerst nicht hervorragt, sondern von beiden Lagen der Oberhaut bedeckt ist. Einmal gebildet, beginnen die Härchen zu wuchern und brechen bald durch, ein Vorgang, der wahrscheinlich einem guten Teile nach dadurch zustande kommt, dass die Hornschicht der Epidermis in der That abgehoben wird oder durch Abschuppungen verloren geht. Dieses Durchbrechen der Haare beginnt am Ende des fünften Monates am Kopfe und in der Augenbrauengegend und endet in der 23.—25. Woche an den Extremitäten. Die eben hervorgebrochenen Haare haben eine sehr regelmäßige Stellung, wie dies namentlich von ESCHRICHT vor Jahren genauer verfolgt und durch Abbildungen versinnlicht worden ist. Es konvergieren nämlich dieselben nach gewissen Linien hin und divergieren von gewissen Punkten oder Linien aus, so dass sie eigentümliche federartige Zeichnungen, Wirbel, Kreuze u. s. w. bilden, deren ausführliche Schilderung jedoch nicht im Bereiche unserer Aufgabe liegt.

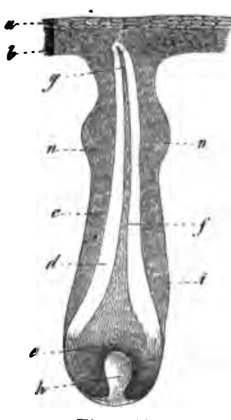


Fig. 225.

Wollhaare, *Lanugo.*

Die embryonalen Haare (Wollhaare, *Lanugo*) wachsen, einmal hervorgebrochen, bis gegen das Ende des Embryonallebens fort und können unter Umständen, namentlich am Kopfe, einen ziemlich dichten Überzug bilden, doch finden sich in dieser Beziehung große Verschiedenheiten. Schon während des Embryonallebens fällt auch ein Teil der Haare aus, kommt in das Amnionwasser, wird unter Umständen vom Fötus verschluckt und findet sich dann im Darmkanale und den Fäkalmassen (*Meconium*), welche gleich nach der Geburt zuweilen in ziemlich beträchtlicher Menge entleert werden. Bald nach der Geburt fällt die *Lanugo* aus und bilden sich neue Haare an der Stelle der verlorenen. Diese

Neubildung der Haare.

Neubildung von Haaren geht von den Haarsäckchen der Wollhaare aus, die an oder aus ihren Enden Sprossen treiben, aus welchen sich dann die neuen Haare bilden. Genauer bezeichnet gehen diese Sprossen von

Fig. 225. Haaranlage von den Augenbrauen mit einem längeren, aber noch nicht durchgebrochenen Haare von 0,63 mm Länge. Die innere Wurzelscheide überragt oben die Haarspitze in etwas und seitlich am Halse des Balges zeigen sich in Gestalt zweier warzenförmiger Auswüchse der äußeren Wurzelscheide die ersten Anlagen der Talgdrüsen.

der äußeren Wurzelscheide der Haarbälge der Wollhaare aus, welche nichts als das *Rete Malpighii* des Haarbalges ist, und entwickeln ganz nach dem Typus der embryonalen Haarsäckchen in sich ein neues Haar samt einer inneren Wurzelscheide, welches dann allmählich neben dem Wollhaare in die Höhe wächst und endlich zu derselben Öffnung herauskommt (Fig. 226). Während dies geschieht, wird die Ernährung des Wollhaares dadurch gestört, dass es durch den an seiner Basis gebildeten Fortsatz seiner Scheiden von seinem Ernährungsorgane, der gefäßhaltigen Haarpapille, abgehoben wird, infolge dessen dann seine untersten Zellen verhornen, während sie in der Zwiebel lebenskräftiger Haare ganz weich sind. Ist die alte Haarzwiebel verkümmert und das Wollhaar immer mehr nach außen geschoben, so fällt das alte Haar endlich aus und nimmt das sekundär gebildete die Stelle desselben ein. In dieser Weise entstehen offenbar an allen Stellen statt der Wollhaare die bleibenden Haare, wobei nur noch das zu bemerken ist, dass solche Neubildungsvorgänge öfters sich wiederholen und selbst noch beim Erwachsenen sich finden, mithin auch dem Menschen nicht bloß ein einmaliger Haarwechsel zukommt.

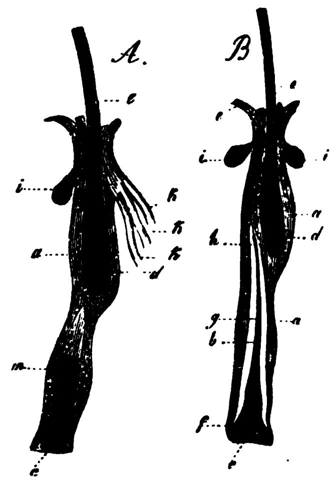


Fig. 226.

Nägel.

Wir kommen nun zur zweiten epidermoidalen Bildung, zu den Nägeln, deren Entwickelung im dritten Monate mit der Entstehung des Nagelbettes und des Nagelfalzes ihren Anfang nimmt, die jedoch anfänglich noch von einer gewöhnlichen Epidermis bekleidet sind. Im vierten Monate zuerst erscheint zwischen der aus einer Zellenlage bestehenden Hornschicht und der Schleimschicht des Nagelbettes eine ein-

Fig. 226. Ausgezogene Augenwimpern eines einjährigen Kindes, 20mal vergr. A. Eine solche mit einem Fortsatze der Zwiebel oder äußeren Wurzelscheide von 0,56 mm, in welchem die zentralen Zellen länglich sind (ihr Pigment ist nicht wiedergegeben) und als ein deutlicher Kegel von den äußeren sich abgrenzen. B. Augenwimper, in deren Fortsatz von 0,67 mm Länge der innere Kegel in ein Haar und eine innere Wurzelscheide umgebildet ist. Das alte Haar ist höher heraufgerückt und besitzt ebensowenig wie in A eine innere Wurzelscheide. *a* äußere, b innere Wurzelscheide des jungen Haares, *c* Grube für die Haarpapille, *d* Zwiebel, *e* Schaft des alten Haares, *f* Zwiebel, *g* Schaft, *h* Spitze des jungen Haares, *i* Talgdrüsen, *k* drei Schweißkanäle, die in A in den oberen Teil des Haarbalges einmünden, *l* Übergang der äußeren Wurzelscheide in die Schleimschicht der Oberhaut.

fache Lage platter, blasser, 20 μ großer Schüppchen, die fest zusammenhängen und als die erste Anlage des Nagels aufzufassen sind, der somit ursprünglich rings von der *Epidermis* umgeben ist und gleich *in toto* auf dem ganzen Nagelbette entsteht. Die erste Bildung des Nagels geht übrigens unzweifelhaft von den Zellen der Schleimschicht aus, und so verdickt sich dann auch der Nagel bald durch Zutritt neuer Elemente von derselben Lage aus, so dass er in der 20. Woche samt seinem *Rete Malpighii* bereits 54 μ misst, und wächst zugleich auch an den Seiten und an der Wurzel in die Breite und Länge. Immerhin bleibt er bis zum Ende des fünften Monates unter der Hornschicht der Oberhaut und ohne freien Rand, welcher letztere erst nach der Hälfte des sechsten Monates erscheint, so dass im siebenten Monate der Nagel, die größere Weichheit und den Umfang abgerechnet, in nichts Wesentlichem vom fertigen Nagel abweicht. Bei Neugeborenen sind die Nägel am Körper 0,68—0,74 mm dick und durch ihren weit vorstehenden, dünnen, bis zu 3—4 mm langen freien Rand bemerkenswert, der nichts anderes als der im Laufe der Entwickelung nach vorn geschobene Nagel einer früheren Periode (ungefähr des sechsten Monates) ist und bald nach der Geburt sich abstößt, welcher Vorgang übrigens noch mehrmals sich wiederholt, bis der Nagel vollkommen ausgebildet ist.

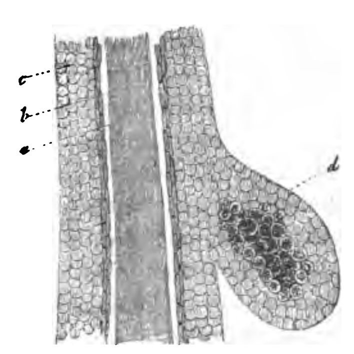


Fig. 227.

Nach den Untersuchungen von ZANDER (HIS' und BRAUNES Arch., 1884) steht die Gegend, wo der Nagel sich entwickelt, anfangs mehr am Ende der Finger und Zehen und rückt erst später ganz an die Dorsalseite herauf. ZANDER bringt dies mit der ganz endständigen Lage der Nägel und Krallen gewisser Wirbeltiere in Verbindung, sowie mit der Versorgung dorsaler Endphalangenteile durch volare (plantare) Nerven. Ich erinnere an die endständige Verdickung des Hornblattes an den flossenförmigen Extremitätsanlagen der Vögel und Säuger (Fig. 50 und Entw., 2. Aufl., S. 283).

Talgdrüsen.

Von den Drüsen der Haut sind die Talgdrüsen an den meisten Gegenden Wucherungen der Haarbälge, deren äußere Wurzelscheiden kleine, warzenförmige, ganz aus Zellen gebildete Hervorragungen zu einer Zeit treiben, wo die Haare schon etwas entwickelter sind (Fig. 225).

Fig. 227. Zur Entwickelung der Talgdrüsen von einem sechsmonatlichen Fötus, ungefähr 250mal vergr. *a* Haar, *b* innere Wurzelscheide, hier mehr der Hornschicht der Oberhaut gleich, *c* äußere Wurzelscheide, *d* Talgdrüsenanlage.

Diese Auswüchse gestalten sich zu birn- und flaschenförmigen Gebilden, in welchen dann auch eine Höhle dadurch entsteht, dass die innersten Zellen dieser Anlagen eine physiologische Fettmetamorphose erleiden. Dieses Fett wird dann als erstes Sekret oder Hauttalg in die Haarbälge, deren Haare mittlerweile durchgebrochen sind, entleert. Die weitere Entwickelung der Talgdrüsen ist leicht zu begreifen. Die Zellenmasse derselben wuchert durch solide Sprossenbildung weiter, wodurch die Drüse verästelt, traubenförmig wird, und in diesen Knospen geht dann die Bildung von Höhlungen genau ebenso vor sich wie in den ersten Anlagen.

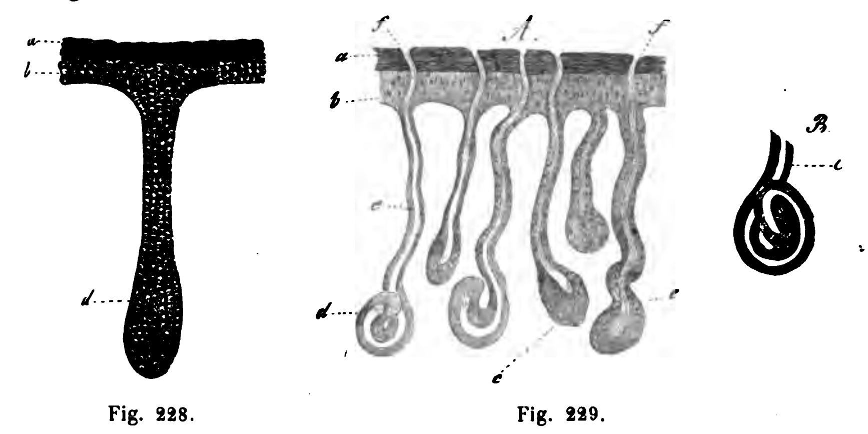


Fig. 228. Fig. 229.

Die Bildungsgesetze sind mithin bei diesen Drüsen insofern im Einklange mit dem, was wir bei den Haaren fanden, als es ebenfalls die Schleimschicht der Epidermis ist, von der ihre Entwickelung ausgeht, und die Drüsenanlagen anfänglich auch nichts als solide Massen sind, in denen dann durch Differenzierung der Elemente ein Gegensatz zwischen Wand und Innerem entsteht. Wo die Talgdrüsen selbständig vorkommen, wie z. B. an der *Glans penis*, entwickeln sich dieselben nach dem nämlichen Typus, aber direkt von der Epidermis aus.

Schweißdrüsen.

Die Schweißdrüsen entwickeln sich genau nach dem Typus der Talgdrüsen. Die ersten Anlagen derselben, die im fünften Fötalmonate

Fig. 228. Schweißdrüsenanlage von einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo, bei 350maliger Vergr. *a* Hornschicht der Oberhaut, *b* Schleimschicht, *c Corium*, *d* Drüsenanlage ohne Lumen, aus kleinen runden Zellen bestehend.

Fig. 229. A. Schweißdrüsenanlagen aus dem siebenten Monate, 5mal vergr. Die Buchstaben *abd* wie bei Fig. 228. Das Lumen *e* ist durchweg vorhanden, nur reicht es nicht ganz bis ans Ende der dickeren Teile der Drüsenanlagen, die zu den Drüsenknäueln sich gestalten. Fortsetzung der Kanäle in die Oberhaut hinein und Schweißporen *f* sind da. B. Ein Knäuel einer Schweißdrüse aus dem achten Monate.

erscheinen, gleichen denen der Haarbälge sehr und sind nichts als solide flaschenförmige Auswüchse (Fig. 228) des *Rete Malpighii* der Oberhaut, die in die Cutis sich hineinerstrecken und von einer dünnen Hülle der letzteren umgeben sind. Im weiteren Verlaufe werden diese Auswüchse länger und gestalten sich im sechsten Monate zu leicht gewundenen schmächtigen Anhängen, deren Enden kolbig verbreitert sind, bestehen jedoch immer noch durch und durch aus kleinen rundlichen Zellen. Erst im siebenten Monate zeigen die Drüsen im Innern einen Kanal, dessen Entstehung wahrscheinlich mit dem Auftreten von Flüssigkeit zwischen den zentralen Zellen der Drüsenanlagen zusammenhängt, bei welchem Vorgange vielleicht auch ein Teil dieser Zellen sich auflöst in derselben Weise, wie dies bei der Bildung der Höhlungen in den Talgdrüsen gefunden wird. Um dieselbe Zeit, wo die *Lumina* auftreten, zeigen auch die Enden der Drüsenanlagen ein vermehrtes Wachstum, verdicken sich und krümmen sich retortenförmig, so dass jetzt auch die Anlagen der späteren Drüsenknäuel zu erkennen sind (Fig. 229). Während dies geschieht, brechen dann auch die Höhlen nach außen durch und entstehen die Öffnungen der Schweißkanäle, ein Vorgang, der durch Fortsetzung der Lückenbildung auf das *Rete Malpighii* der Oberhaut und Abschuppung der Hornschicht sich erklären lässt. In den letzten Monaten der Schwangerschaft bilden sich dann die Drüsen vollständig aus, so dass sie bei Neugeborenen, abgesehen von der Größe, in nichts von denen des Erwachsenen sich unterscheiden.

Milchdrüsen.

In derselben Weise wie die Schweißdrüsen bilden sich auch die Milchdrüsen. Ich habe diese Drüsen bereits bei einem acht Wochen alten weiblichen Embryo gefunden, bei dem sie die Form der Fig. 230,1 zeigten und eine einfache solide Wucherung der Schleimschicht der Oberhaut von 0,23 mm Durchmesser mit einer mesodermatischen Hülle von 30—40 μ darstellten und von einem Gefäßnetze umgeben waren. Im fünften Monate besaßen diese Organe bei einem männlichen Embryo noch dieselbe Gestalt (Fig. 230,1), treiben dagegen im weiteren Verlaufe Sprossen (etwa 12—15), die schon im siebenten Monate deutlich sind (Fig. 230,2) und bei Neugeborenen schon eine zierliche Rosette mit kürzeren einfachen und längeren, leicht ästigen Anhängen darstellen. Eine einfachere solche Milchdrüse ist in Fig. 231 nach Langer dargestellt, doch sind die Drüsen der Neugeborenen meist zusammengesetzter, 0,5—1,0 cm groß und mit einzelnen, 1—2mal gabelig geteilten Ausläufern versehen, die an den Enden 1—5 rundliche Knospen tragen. Jeder der in Fig. 231 gezeichneten Ausläufer ist die Anlage eines ganzen Milchdrüsenlappens, doch erreichen dieselben bekanntlich erst spät ihre volle Ausbildung, in welcher Beziehung ich auf die Unter-

suchungen LANGERS und meines Sohnes (Würzb. Verh., 1879) verweise. Der Gang der Entwickelung ist übrigens wie bei den Talgdrüsen, und lässt sich namentlich bei Neugeborenen, bei denen die Milchdrüse in eine Periode lebhafter Entwickelung eintritt, leicht nachweisen, dass die Bildung der Höhlungen in den Drüsenanlagen, die

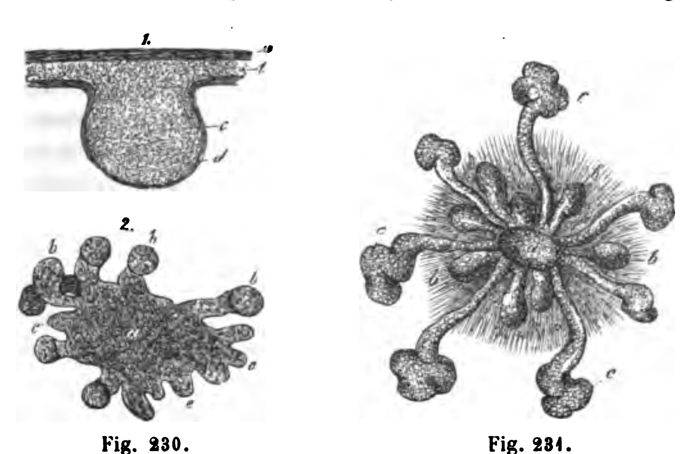


Fig. 230. Fig. 231.

ebenso wie die Öffnungen an der Warze um diese Zeit auftreten, mit der Bildung fetthaltiger Zellen im Innern derselben zusammenhängt. Diese Zellen samt etwas Flüssigkeit stellen die sogenannte »Milch der Neugeborenen« dar. Bekanntermaßen tritt bei Neugeborenen beider Geschlechter eine Anschwellung der Brustdrüsen ein, und kann man durch Komprimierung derselben ein milchartiges Sekret auspressen, welches nach der Analyse von SCHLOSSBERGER so ziemlich mit der Milch übereinstimmt. Diese Erscheinung wäre ganz rätselhaft, könnte man nicht nachweisen, dass dieselbe mit der Entwickelung der Hohlräume in den Anlagen der Drüsenabteilungen zusammenhängt. Die eben erwähnte raschere Entwickelung der Milchdrüsen nach der Geburt, die einen vermehrten Blutandrang im Gefolge hat, erklärt dann auch die häufigen Fälle von Entzündungen des Organes, bei Neugeborenen oder Kindern der ersten Wochen, die von kolossalen Ektasien der Drüsen-

Fig. 230. Zur Entwickelung der Milchdrüse. 1. Milchdrüsenanlage eines fünfmonatlichen männlichen Embryo. *a* Hornschicht, *b* Schleimschicht der Oberhaut, *c* Fortsatz der letzteren oder Anlage der Drüse, *d* Faserhülle um denselben. 2. Milchdrüse eines siebenmonatlichen weiblichen Fötus von oben. *a* Zentralmasse der Drüse mit größeren (*b*) und kleineren (*c*) soliden Auswüchsen, den Anlagen der großen Drüsenlappen.

Fig. 231. Milchdrüsenanlage eines Neugeborenen. *a* Zentralmasse der Drüse, um welche sich kleinere (*b*) und größere Knospen finden, letztere mit noch solidem kolbenförmigem Ende *c*. — Nach LANGER.

räume begleitet sind (Th. Kölliker). Die weitere Entwickelung der Milchdrüse in der nachembryonalen Zeit scheint mehr durch Wucherung hohler Endbläschen als durch Bildung anfangs solider Knospen vor sich zu gehen (Barfurth, Z. Entw. der Milchdrüse, 1882), doch sind in dieser Beziehung noch weitere Untersuchungen nötig.

Die Brustwarze entsteht erst nach der Geburt durch eine langsame Erhebung der Gegend der ersten Drüsenanlage und ihrer Umgebung.

Smegma embryonum.

Über die Epidermis selbst ist nun nachträglich noch zu bemerken, dass dieselbe während des Fötallebens offenbar mehrfache Desquamationen darbietet, deren Auftreten in früheren Zeiten nicht genauer verfolgt ist, die aber vom fünften Monate an sehr energisch statthaben. Im sechsten Monate findet man die Embryonen über und über von einer klebrigen, etwas Fett enthaltenden Masse, der sogenannten »Fruchtschmiere«, *Smegma embryonum*, oder dem »Käsefirnis«, *Vernix caseosa*, bedeckt, welche an bestimmten Lokalitäten, namentlich an den Beugeseiten der Gelenke (Achsel, Knie, Weichen), der Sohle, dem Handteller, dem Rücken, dem Ohre, dem Kopfe und den Genitalien in besonderer Menge angehäuft ist und mikroskopisch aus Epidermisschüppchen und dem Sekrete der um diese Zeit in physiologische Aktion tretenden Talgdrüsen, vielleicht auch der Schweißdrüsen, besteht. Diese Masse, welche auch chemisch untersucht ist, bleibt dann bis gegen das Ende der Geburt. Bei Neugeborenen findet man eine sehr wechselnde Menge derselben vor und sind dieselben manchmal von diesem Firnisse ganz überzogen, welcher auch den Gebärakt zu erleichtern imstande ist. Die während des Embryonallebens abgelösten Teile des *Smegma* kommen natürlich in das Amnionwasser zu liegen und können dann aus diesem in den Darmkanal und schließlich in das *Meconium* des Embryo übergehen.

V. Entwickelung des Muskelsystemes.

§ 42.

Die Entwickelung des Muskelsystemes, lange Zeit vernachlässigt, fängt in neuerer Zeit an, größere Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, doch sind wir immer noch weit entfernt, eine volle Einsicht in die wichtigsten, auf dieselbe sich beziehenden Vorgänge zu besitzen.

Primitivorgane des Muskelsystemes.

Geht man auf die allererste Entwickelung der Muskeln ein, so ergibt sich die wichtige Thatsache, dass schon in früher Zeit bei den Embryonen aller Wirbeltiere besondere Primitivorgane sich bilden, aus

denen ein großer Teil des Muskelsystemes hervorgeht. Es sind dies die früher schon mehrfach besprochenen Muskelplatten oder Rückentafeln von Remak, welche bei Vögeln und Säugetieren aus dem dorsalen Teile der Urwirbel sich hervorbilden. Diese Muskelplatten stellen bei den Vögeln anfangs einfache Blätter dar, werden dann aber später, allem Anscheine nach durch Wucherungen und Umbiegungen vom dorsalen und ventralen Rande aus, doppelt (Fig. 232 *am*, *im*) und wandeln sich dann in erster Linie mit ihrer tieferen Lage in longitudinal verlaufende Muskelfasern um, welche ebenso wie die Wirbel viele Segmente darstellen und in der auffälligsten Weise an die Muskelsegmente der niedersten Wirbeltiere erinnern. Embryonen des Hühnchens und von Säugern besitzen lange Zeit nur diese fischähnlichen Muskeln, dann aber entwickeln sich scheinbar an der Außenseite derselben, möglicherweise aber aus ihnen selbst, Schicht um Schicht neue Muskellagen. So entstehen bei den höheren Wirbeltieren aus den Muskelplatten alle dorsalen vertebralen Muskeln, d. h. alle Rückenmuskeln mit Ausnahme der Extremitätenmuskeln (*Cucullaris*, *Latissimus*, *Rhomboideus*, *Levator scapulae*), aber vielleicht mit Inbegriff gewisser visceraler Muskeln, wie der *Levatores costarum*. Ferner erzeugen die Muskelplatten aber auch, indem sie mit den Rippenanlagen und ventralen Ästen der Nerven in die seitliche und ventrale Leibeswand hineinwachsen (s. §12 und Fig. 58), die viscerale Muskulatur von Hals, Brust und Bauch und die ventralen vertebralen Muskeln, wo solche, wie am Schwanze vieler Tiere, sich finden. Die hierher gehörigen Muskeln sind 1) alle oberflächlichen Halsmuskeln mit Ausnahme des Platysma, 2) alle visceralen Muskeln der Brust (*Scaleni*, *Serrati postici*, *Intercostales*, *Triangulares sterni*, *Infracostales*, *Diaphragma*), 3) alle Bauchmuskeln mit Inbegriff des *Quadratus lumborum*, 4) bei Tieren mit unteren Bogen an der Schwanzwirbelsäule die ventralen äußeren Schwanzmuskeln.

Muskelplatten.

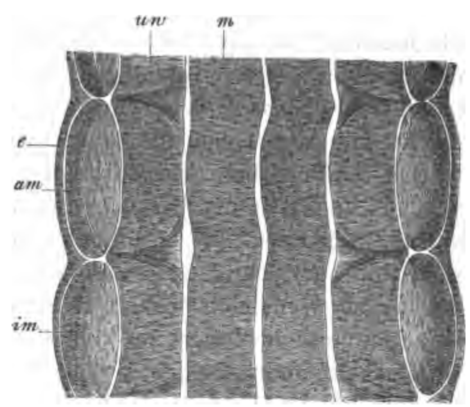


Fig. 232.

Fig. 232. Frontaler Längsschnitt durch den Rücken eines Hühnerembryo vom 3. Tage, 78mal vergr. *e* Ektoderm; *am* äußere Lage der Muskelplatte; *im* innere längsfaserige Schicht derselben; *uw* eigentlicher Urwirbel; *m* Medullarrohr.

Wenn man erwägt, wie viele Muskeln nachweisbar aus den Muskelplatten der Urwirbel hervorgehen, so liegt es nahe, die Frage aufzuwerfen, ob nicht das gesamte Muskelsystem, mit einziger Ausnahme vielleicht der Hautmuskeln und gewisser Eingeweidemuskeln, aus denselben oder ihnen gleichwertigen Primitivorganen hervorgehe. In der That haben auch KLEINENBERG und BALFOUR nachzuweisen versucht, dass die Extremitätenmuskeln von den Muskelplatten der Urwirbel abstammen, und beschreiben ferner GÖTTE bei Bombinator und BALFOUR, MILNES MARSHALL und v. WIJHE bei Elasmobranchiern auch am Kopfe urwirbelartige Segmente, aus denen Kopfmuskeln hervorgehen sollen.

Meine Stellung zu dieser wichtigen Frage ist folgende:

Was die Extremitätenmuskeln anlangt, so wachsen auf keinen Fall die Muskelplatten als solche in die Extremitätenanlagen hinein und ist die Annahme einer selbständigen Entstehung der Gliedermuskeln vorläufig wohl ebenso gerechtfertigt wie die andere Aufstellung. In betreff der Kopfmuskeln haben die Säugetiere und Vögel bis jetzt nur Andeutungen von Urwirbeln und Muskelplatten am Kopfe erkennen lassen (S. St. 210), und ist es aus diesem Grunde auch kein Leichtes, diese Muskeln auf diejenigen des übrigen Rumpfes zurückzuführen; immerhin lassen sich, in Berücksichtigung der Körperregionen und der Skeletteile, an denen die betreffenden Muskeln entstehen, auch am Kopfe viscerale Muskeln (Kaumuskeln, Zungenmuskeln, Zungenbeinmuskeln zum Teil, innere Ohrmuskeln) unterscheiden, wogegen es vorläufig unentschieden bleiben muss, wohin die Schädeldach-, Gesichts-, Ohr- und Augenmuskeln zählen.

Auch am Rumpfe fehlen übrigens Muskeln nicht, die mit der embryonalen Muskelplatte in keiner Verbindung stehen und auch sonst keine Primitivorgane als Vorläufer besitzen. Als solche mache ich namhaft einmal die Hautmuskeln und zweitens die sogenannten vorderen vertebralen Muskeln (*Longus colli, Recti antici*, ventrale Schwanzmuskeln der Säuger zum Teil), die ich schon in der ersten Aufl. m. Entwickelg. als eine besondere Muskelgruppe bezeichnete. Zu diesen Muskeln kommen nun noch andere, die an den Eingeweiden (Pharynx, Oesophagus, Rectum, Larynx, Sexual- und Harnorgane) und am Gefäßsysteme (Herz, große Venen) sich finden, und ergibt sich somit, auch wenn man von der glatten Muskulatur absieht, dass die Fähigkeit zur Erzeugung von Muskeln im mittleren Keimblatte weit verbreitet ist und, wenn auch vor allem den Urwirbeln und Urwirbelplatten zukommend, doch auch den Hautplatten und selbst der Darmfaserplatte nicht fehlt.

Natürliche Muskelgruppen.

Erwägt man alle hier besprochenen Verhältnisse, so scheint vom Standpunkte der Entwickelungsgeschichte folgende Einteilung der Muskeln als die naturgemäßeste sich zu ergeben.

I. **Stammmuskeln** oder Muskeln, die aus den Urwirbeln oder, wie am Kopfe, aus den Urwirbelplatten oder mit andern Worten aus der Stammzone des Embryo hervorgehen und zum Teil Primitivorgane, die embryonalen Muskelplatten, als Vorläufer haben. Dieselben zerfallen:

1) in **eigentliche Stammmuskeln** oder **vertebrale Muskeln**, die an der Achse ihre Lage haben. Hierher gehören:

a) die **dorsalen vertebralen Muskeln** (tiefe Rückenmuskeln, *Levatores costarum* (?), Augenmuskeln (?),

b) die **ventralen vertebralen Muskeln** (*Longus colli*, *Recti antici*, ventrale Muskeln der Schwanzwirbelsäule;

2) die **visceralen Muskeln**, die vom Stamme aus in die seitliche Leibeswand sich hineinbilden (oberflächliche Halsmuskeln, viscerale Thoraxmuskeln, Bauchmuskeln, *Diaphragma*, äußere ventrale Schwanzmuskeln, Kaumuskeln, innere Ohrmuskeln, Zungenmuskeln, Zungenbeinmuskeln zum Teil).

II. **Parietalmuskeln** oder Muskeln, die aus der Parietalzone der Embryonalanlage sich bilden. Ich teile dieselben folgendermaßen ein:

A. **Muskeln, die aus der Hautplatte entstehen.**

Hierher gehören:

1) die **Extremitätengürtel- und Extremitätenmuskeln**,

2) die **Hautmuskeln** (*Platysma*, Gesichtsmuskeln, *Epicranius*, äußere Ohrmuskeln,

3) die **Muskeln am Beckenausgange** (*Ischiocavernosus*, *Transversi perinaei*, *Levator ani*).

B. **Muskeln, die aus der Darmfaserplatte sich bilden.** Hierher zählen alle **Muskeln an Eingeweiden** und die **des Gefäßsystemes**.

Mit diesen allgemeinen Betrachtungen ist die Lehre von der Entwickelung der Muskeln noch lange nicht erschöpft und hätte denselben nun eigentlich noch eine spezielle Entwickelungsgeschichte der Muskeln sich anzureihen. Da jedoch diese Seite der Frage noch kaum in Angriff genommen wurde, so beschränke ich mich darauf, einige besondere Gesichtspunkte hervorzuheben, die bei weiteren Forschungen der Art besondere Beachtung verdienen.

1) Manche Muskeln zeigen bei ihrer Weiterbildung **Lageveränderungen**. Längst bekannt sind solche an den hinteren vertebralen Muskeln, die so lange, als die Wirbelbogen nicht vereint sind, weit von der Mittellinie abstehen (Fig. 58) und beim Menschen dieselbe erst im dritten und zum Teil selbst im vierten Monate erreichen. Ebenso liegen

auch die visceralen Brust- und Bauchmuskeln anfänglich ganz seitlich, wovon man an jungen Säugetierembryonen und auch beim Menschen leicht sich überzeugt. Ähnliche Verschiebungen müssen auch beim *Diaphragma* vorkommen, wenn dasselbe, wie mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf, aus zwei Hälften sich bildet, die sich entwickeln, bevor das Brustbein entstanden oder mit andern Worten die Brust geschlossen ist.

Auf interessante Lageveränderungen an Muskeln, von denen so etwas nicht zu erwarten war, hat in neuester Zeit Dr. G. Ruge aufmerksam gemacht, nämlich an den *Interossei pedis* (*et manus*), die anfänglich alle an der Plantarseite der Metatarsusknochen liegen und erst bei einer Fußlänge von 1,6 cm ihre bleibende Stellung annehmen.

2) Ein weiterer beachtenswerter Punkt sind die Veränderungen der Insertionen, welche manche Muskeln im Laufe der Entwickelung erleiden. So habe ich am *Mylohyoideus* des Menschen und von Säugern gefunden, dass derselbe zu einer gewissen Zeit an den Meckelschen Knorpel sich ansetzt, während er doch später überall am Unterkiefer haftet, und Götte meldet, dass der *Musculus temporalis* von *Bombinator* während der Metamorphose seinen Ursprung von der Hinterwand der Augenhöhle auf die Schädeldecke verschiebe. Ähnliche Veränderungen müssen an Skelettteilen, die sich umgestalten, noch viele vorkommen und werden daher vor allem bei niederen Wirbeltieren zu treffen sein.

3) Endlich verdient auch das Schwinden von Muskeln und die Neubildung von solchen Beachtung, auf die Schneider die Aufmerksamkeit gelenkt hat, und wird genau zu prüfen sein, ob wirklich bei den Batrachiern gewisse Muskeln ganz vergehen und neue an ihre Stelle treten, wie dieser Autor annimmt, oder ob die unzweifelhaft vorkommenden Änderungen nur auf einem Wechsel der Elementarteile beruhen, wie Götte behauptet.

Beim Menschen werden die Muskeln im zweiten Monate um die sechste bis siebente Woche deutlich, doch legen sich dieselben offenbar viel früher an, wie Erfahrungen an Säugetieren lehren. So zeigen Kaninchenembryonen von neun bis zehn Tagen und 4—5 mm Länge die segmentierten vertebralen Längsmuskeln ganz deutlich, und bei solchen von 14—16 Tagen sind viele Rumpfmuskeln und auch die Extremitätengürtelmuskeln angelegt.

Zu welcher Zeit die Kontraktionsfähigkeit und die Bewegungen bei Embryonen auftreten, ist noch nicht hinreichend untersucht. Nach Dareste (Compt. rend., S. 88, Bd. 1331) bewegte sich ein Hühnerembryo des fünften Tages schon deutlich im Wasser von 40° C, das Amnion erst am sechsten Tage.

VI. Entwickelung des Darmsystemes.

A. Entwickelung des Darmkanales.

§ 43.

Anfangsdarm, Zähne, Speicheldrüsen.

Rückblick auf die erste Bildung des Darmes.

Die erste Bildung des Darmkanales ist schon in früheren Paragraphen vielfältig zur Besprechung gekommen und wird es genügen, an diesem Orte die Hauptzüge zu wiederholen. Wir haben gesehen, wie im Bereiche der Embryonalanlage das innere Keimblatt unter Beteiligung einer Schicht des mittleren Keimblattes, der Darmfaserplatte, nach und nach beim Hühnchen vom Dottersacke, beim Säugetiere von der Keimblase sich abschnürt und anfangs zu einer Halbrinne, bald aber zu einem vorn und hinten geschlossenen Rohre sich gestaltet (Fig. 89 A, 101, 102, 109). Dass dieses Rohr oder die Anlage des Darmes endlich ganz vom Dottersacke sich ablöst und mit einer vorderen und hinteren Öffnung sich versieht, ist ebenfalls schon beschrieben worden, und können wir uns mithin gleich zur Betrachtung der weiteren Entwickelung des Darmkanales wenden, indem wir den in Fig. 188,4 dargestellten Zustand als Ausgangspunkt nehmen. Vorher ist jedoch noch die Gliederung des embryonalen Darmkanales etwas einlässlicher zu besprechen, als es früher geschah.

Abschnitte des embryonalen Darmes.

Fasst man die allerersten Zustände des Darmkanales ins Auge, so ergibt sich als rationellste Einteilung des Darmes die in einen mittleren Abschnitt, der aus dem Entoderm und dem Mesoderm sich hervorbildet, und in ein Anfangs- und ein Endstück, bei deren Entstehung das Ektoderm oder äußere Keimblatt sich beteiligt. Von diesen drei Teilen liefert das Anfangsstück die Mundhöhle bis zu den *Arcus glossopalatini* und das Endstück den äußersten Teil der sogenannten Kloake oder des Raumes, in den anfänglich das Urogenital- und Darmsystem zusammenmünden, während aus dem mittleren Abschnitte der ganze übrige Tractus und auch wesentliche Teile des Urogenitalsystemes hervorgehen. Zur Bezeichnung dieser drei Teile sind die Namen »Munddarm«, »Mitteldarm« oder »Urdarm« und »Afterdarm« brauchbar, nur muss der Mitteldarm, der die größten Umgestaltungen erleidet, auch noch in Unterabteilungen gebracht werden, die sich als Vorderdarm, Mitteldarm im engeren Sinne und als Enddarm bezeichnen lassen. Der Vorderdarm umfasst die Rachenhöhle und Speiseröhre, Darmstücke, die lange Zeit hindurch einer hinteren Faserwand entbehren,

kein Gekröse besitzen und in keiner besonderen Höhlung gelegen sind, auch physiologisch eine mehr untergeordnete Rolle spielen. Die zum Mitteldarme gehörenden Teile, Magen, Dünndarm, Dickdarm, liegen in einer besonderen Höhle, haben von Anfang an eine wenn auch nicht sofort vollkommene hintere Wand und sind physiologisch die bedeutungsvollsten. Der Enddarm endlich entspricht dem Mastdarme mit Ausnahme seines untersten Endes und erhält dadurch eine große Bedeutung, dass die Allantois und das Urogenitalsystem in besonderen Beziehungen zu demselben stehen. Bei der folgenden Betrachtung führen wir die einzelnen Teile des Tractus einfach der Reihe nach von oben nach unten auf.

Mundhöhle.

Die primitive Mundhöhle, deren Bildung früher schon besprochen wurde, ist anfänglich sehr kurz und weit (Fig. 233), erhält jedoch durch das Vortreten des ersten Kiemenbogens und des Stirnfortsatzes bald eine größere Tiefe (Fig. 141) und erleidet dann auch, gleichzeitig mit der Entwickelung des Geruchsorganes und des Gaumens, weitere Veränderungen, infolge deren sie mit den Geruchsgrübchen in Verbindung tritt und dann in einen oberen respiratorischen und einen unteren digestiven Abschnitt sich sondert, wie dies oben beim Gesichte (§ 25) und beim Geruchsorgane (§ 40) geschildert wurde.

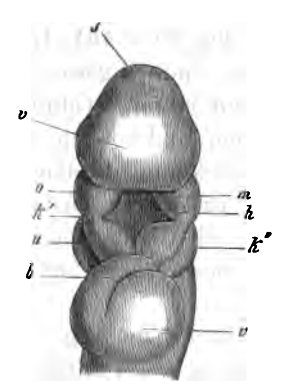


Fig. 233.

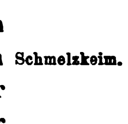
Zunge.

In der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Zähne, die Speicheldrüsen nebst den kleinen drüsigen Organen, die man in den Wänden der Schleimhaut findet. Was zuerst die Zunge anlangt, so wuchert dieselbe nach den Angaben von Reichert und Born von den vereinten Enden der Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens hervor, während die zweiten Kiemenbogen die Zungenwurzel bilden (Born).

Die beim Menschen im zweiten Monate entstehende Zunge wird bald groß und breit (Fig. 141), füllt nicht nur die ganze primitive Mundhöhle vor der Bildung des Gaumens aus (Fig. 234), sondern tritt auch bald in etwas zur Mundöffnung hervor. Später mit der Entwickelung des Gaumens zieht sich dieselbe zurück und zeigt dann bald die bleibenden

Fig. 233. Kopf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen von vorn und unten, 12mal vergr. *v* Vorderkopf mit dem Vorderhirn; *s* Scheitelhöcker mit dem Mittelhirn; *k'* erster Kiemenbogen; *o*, *u* dessen Ober- und Unterkieferfortsatz; *m* Mundöffnung; *h* Hypophysistasche; *k''* zweiter Kiemenbogen; *b* *Bulbus aortae;* *v* Kammerteil des Herzens.

Verhältnisse. Die Papillen beginnen im dritten Monate sich zu entwickeln, und erscheinen zuerst die *Conicae* und *Circumvallatae.*



Zähne.

Schmelzkeim.

Die Entwickelung der zwanzig Milchzähne beginnt im zweiten Monate des Fötallebens mit der Bildung eines besonderen epithelialen Organes, das ich den »Schmelzkeim« nenne. Derselbe stellt einen platten Fortsatz der tiefsten Lagen des Mundhöhlenepithels dar, der seine Flächen nach außen und nach innen wendet, im Oberkiefer wie im Unterkiefer einen einzigen zusammenhängenden Bogen bildet

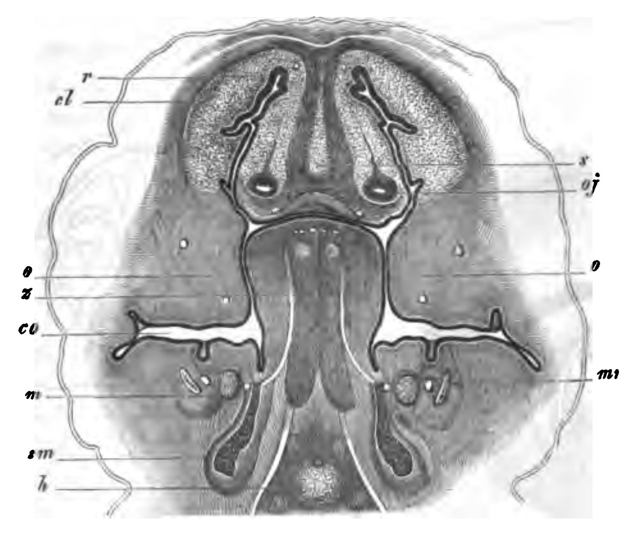


Fig. 234.

(Th. Kölliker) und (Fig. 236) anfänglich überall gleichmäßig dünn ist und nicht erkennen lässt, wo die einzelnen Zahnsäckchen sich entwickeln. Später bilden sich in der tieferen Hälfte desselben einzelne Stellen, entsprechend der Zahl der Zähne, eigentümlich um und gestalten sich zu den einzelnen Schmelzorganen (Fig. 234). Diese Umwandlung beruht auf folgendem. Erstens und vor allem verdickt sich der Schmelzkeim an diesen Stellen und wird erst kolben- und dann kappenförmig. Zweitens wandeln sich die inneren Zellen der Schmelzorgananlagen in ein Gallertgewebe mit sternförmigen anastomosierenden Zellen und einer hellen weichen Zwischensubstanz, die sogenannte

Schmelzorgane. *Organa adamantinae.*

Fig. 234. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 15 Tagen, 23mal vergr. *o* Oberkieferfortsätze der ersten Kiemenbogen, resp. Gaumenplatten derselben; *z* Zunge; *m Cartilago Meckelii; sm Glandula submaxillaris; mi Maxilla inferior; h* Zungenbein (knorpelig); *s Septum narium; cl Cartilago lateralis nasi; oj Organum Jacobsonii, r* Riechepithel; *co Cavitas oris,* in deren Wandungen vier Zahnkeime sichtbar sind.

Schmelzpulpe, um, und drittens lösen sich die einzelnen Schmelzorgane voneinander. Gleichzeitig mit den Schmelzorganen treten auch die Zahnpapillen oder Zahnkeime (*Papillae s. Pulpae dentium*) als Wucherungen der angrenzenden *Mucosa* auf, treiben die tiefe Wand der Schmelzorgane an die obere an und bewirken deren Umwandlung in die Form einer Kappe (Fig. 235). Es erscheint somit der Teil des Schmelzorganes, der die Papille überzieht, oder die Schmelzmembran (*Membrana adamantinae*, Fig. 235 *f*), die aus schönen cylindrischen

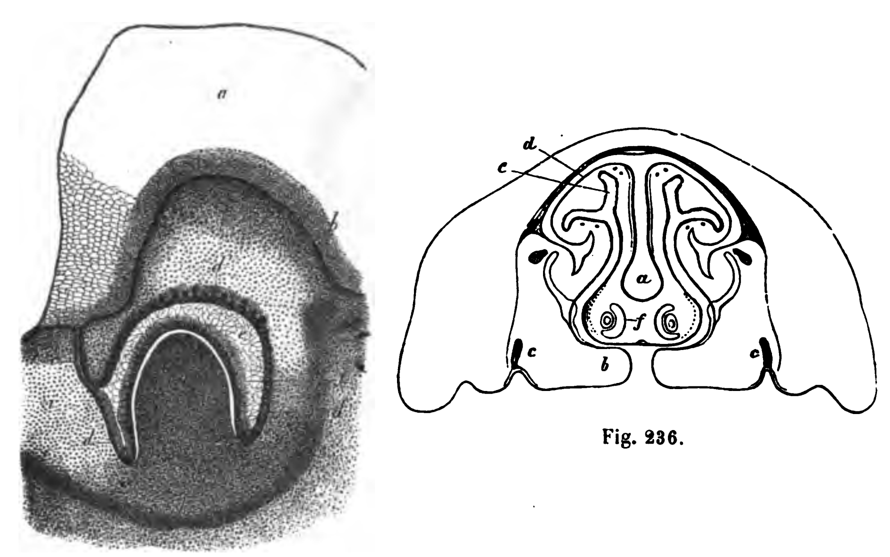


Fig. 235.

Fig. 236.

Zellen besteht, recht eigentlich als das Epithel der Zahnpapille. Übrigens bildet sich nicht nur in der Gegend der Zahnpapille, sondern auch

Fig. 235. Ein Stückchen des Gaumens eines Kalbsembryo mit dem rechten Zahnwalle. *a* Zahnwall, wesentlich aus einer Verdickung des Epithels bestehend; *b* tiefste Lagen des Epithels; *c* Rest des Schmelzkeimes mit dem Schmelzorgane *d, e, f* verbunden; *d* äußere Epithelschicht des Schmelzorganes; *d'* Epithelialsprossen desselben; *e* gallertiges Epithel des Schmelzorganes; *f* inneres Epithel des Schmelzorganes oder Schmelzmembran, welche den Schmelz ablagert; *g* Zahnkeim; *h* erste Andeutung der festeren Bindegewebslage des Zahnsäckchens; *i* äußerste Teile der Schleimhaut, die zum Teil in die innere weiche Bindegewebsschicht des Zahnsäckchens sich umwandeln. Vergr. 23.

Fig. 236. Senkrechter Schnitt durch den Gesichtsteil eines jungen Kalbsembryo mit Gaumenspalte, mit Weglassung des Unterkiefers und der Zunge. Ger. Vergr. *a* knorpelige Nasenscheidewand; *b* Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit der Gaumenspalte; *c* die jungen Schmelzkeime der Backzähne des Oberkiefers; *d* knorpelige Decke der Nasenhöhle *e*; *f* Jacobsonsche Organe samt dem sie begrenzenden Knorpel.

im übrigen Umkreise des Schmelzorganes eine innigere Verbindung desselben mit der Mucosa, indem das äußere Epithel des Schmelzorganes *d*, besonders an den der Papille entgegengesetzten Stellen, gegen die *Mucosa* Epithelialfortsätze treibt und zwischen diesen Gefäße führende zottenartige Auswüchse der umgebenden *Mucosa* sich entwickeln. Die Zahnpapillen gleichen in der Form den späteren Zähnen und sind entweder einfach oder mit mehrfachen Höckern und Wurzeln versehen. Im Innern führen sie reichliche Gefäße und Nerven und an ihrer Oberfläche eine Lage cylindrischer Zahnbildungszellen (*Odontoblasten*), ähnlich den *Osteoblasten*, die *in toto* die Elfenbeinhaut, *Membrana eboris*, bilden.

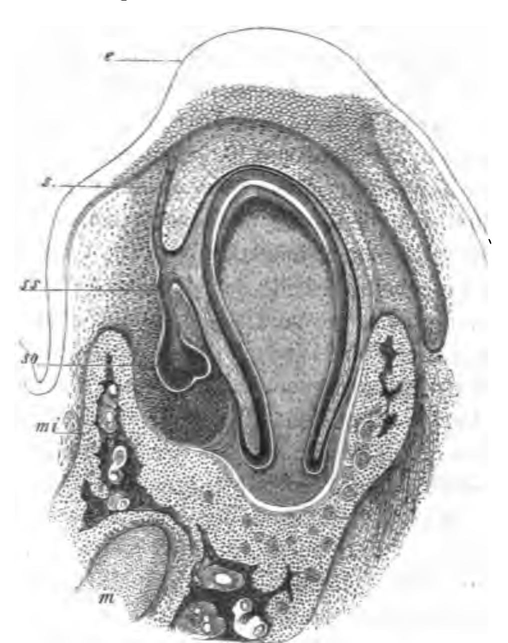


Fig. 237.

Zahnsäckchen.

Erst nachdem Zahnkeime und Schmelzorgane vollkommen angelegt sind, zeigen sich die ersten Spuren der Zahnsäckchen dadurch, dass ein Teil des umgebenden Bindegewebes sich verdichtet (Fig. 237), und bestehen die Säckchen, wenn angelegt, aus zwei Teilen, nämlich aus einer dünnen festen Wand und einem inneren, mehr lockeren Gewebe, das in seiner Dichtigkeit an die Gallerte des Schmelzorganes erinnert, jedoch den Bau gewöhnlichen lockeren embryonalen Bindegewebes besitzt. Diese Lage und die Zahnpapille, die offenbar gleichwertig sind, sind auch die Träger der feineren Verästelungen der Gefäße der Zahnsäckchen, deren Endschlingen allerwärts im Umkreise des Schmelzorganes stehen, ohne jedoch, wie leicht begreiflich, irgendwo in dasselbe hineinzureichen.

Fig. 237. Querschnitt durch den Unterkiefer und ein Milchzahnsäckchen des Embryo einer Katze, nach einem Präparate von Stieda. Vergr. 40. *e* Epithelialwulst des Kieferrandes; *s s* sekundärer Schmelzkeim mit *s o*, dem sekundären Schmelzorgane des bleibenden Zahnes als Wucherung von *s*, dem primären Schmelzkeime; *mi Maxilla inferior*; *m Cartilago Meckelii*.

Entwickelung der Säckchen der bleibenden Zähne.

In eben geschilderter Weise ausgebildete Zahnsäckchen stehen immer noch, wie Fig. 235 darthut, durch ihre Schmelzorgane mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung, indem die Reste der Schmelzkeime durchaus nicht sofort vergehen, nachdem sie die Schmelzorgane erzeugt haben. Vielmehr kommt denselben oder den »Hälsen der Schmelzorgane« die wichtige Bedeutung zu, die Anlagen auch für die Schmelzorgane der bleibenden Zähne zu erzeugen, indem sie regelrecht neben den Zahnsäckchen besondere Fortsätze treiben, die ich die sekundären Schmelzkeime nenne (Fig. 237). Dieselben finden sich immer in der Höhe der betreffenden Schmelzorgane und an der medialen Seite derselben, gehen nahe an der Verbindung des Restes der Schmelzkeime mit diesen ab und haben genau den Bau der tieferen Teile des ursprünglichen Schmelzkeimes. Die Umwandlung dieser Bildungen und der umgebenden Teile der Mucosa in die bleibenden Zahnsäckchen geht genau ebenso vor sich wie bei den Schmelzkeimen der Milchzähne, mit dem Unterschiede jedoch, dass die sekundären Schmelzkeime untereinander nicht zusammenhängen und jeder Keim nur mit seinem Säckchen in Verbindung steht (Fig. 237), und will ich nur noch bemerken, dass die ausgebildeten Säckchen der bleibenden Zähne genau denselben Bau besitzen wie die der Milchzähne.

Wie die Säckchen der drei letzten Backzähne sich entwickeln, ist noch nicht untersucht, doch ist es wahrscheinlich, dass dieselben ganz selbständig, wie diejenigen der Milchzähne, aus dem hintersten Teile der primitiven Schmelzkeime sich bilden.

Bildung der Milchzähne.

Die Bildung der zwanzig Milchzähne beginnt im fünften Fötalmonate, und im siebenten Monate sind dieselben alle in Ossifikation begriffen. Die Verknöcherung beginnt an der Spitze der Zahnpulpa mit der Bildung von kleinen Scherbchen von Zahnbein, die bei den Backzähnen anfänglich, entsprechend den Hügeln des Keimes, mehrfach sind, jedoch bald miteinander verschmelzen. Gleich nach dem Auftreten eines Zahnbeinscherbchens entsteht auch von dem Schmelzorgane aus eine dünne Lage von Schmelz, die mit dem Zahnbeine verschmilzt und so die erste Anlage der Zahnkrone bildet. Weiter dehnt sich das Zahnbeinscherbchen über die Pulpa aus und wird dicker, so dass es bald wie eine Mütze auf dem Keime sitzt (Fig. 237, 238) und schließlich ähnlich einer Kapsel denselben, der, je mehr die Ossifikation zunimmt, um so mehr sich verkleinert, ganz und eng umfasst; zugleich folgt auch die Schmelzablagerung nach, so dass dieselbe bald von der Gesamtoberfläche der Schmelzhaut ausgeht, und wird immer mächtiger. So bildet sich schließlich der ganze Schmelz um die Elfenbeinlage der Krone, während das Schmelzorgan und die Zahnpulpa immer mehr an Masse abnehmen, bis jenes nur

noch ein dünnes Häutchen ist und letztere den Verhältnissen, die sie im fertigen Zahne zeigt, sich nähert. Vom Zemente und der Zahnwurzel ist aber noch immer nichts da; dieselben entstehen erst, wenn die Krone ziemlich fertig ist und der Zahn zum Durchbruche sich anschickt. Um diese Zeit wächst der Zahnkeim stark in die Länge, während das Schmelzorgan verkümmert, und lagert sich auf seinen neu hervorsprossenden Teilen nur Elfenbein ab, nämlich das der Wurzel. Der so in die Höhe getriebene Zahn beginnt gegen die obere Wand des Zahnsäckchens und das mit demselben verwachsene feste Zahnfleisch zu drängen, bricht allmählich durch dieselben, in denen auch selbständig ein Schwinden eintritt, hindurch und kommt schließlich zu Tage. Nun zieht sich das Zahnfleisch um ihn zusammen, während der nicht durchbrochene Teil des Zahnsäckens eng an die Wurzel sich anlegt und zum Perioste der Alveole wird. Seine Vollendung erhält der Milchzahn, der nach dem Durchbruche immer noch eine weite Höhle mit großer Mündung am Wurzelende besitzt, dadurch, dass 1) noch der Rest der Wurzel angesetzt wird, wodurch bald die Krone in normaler Länge hervortritt,

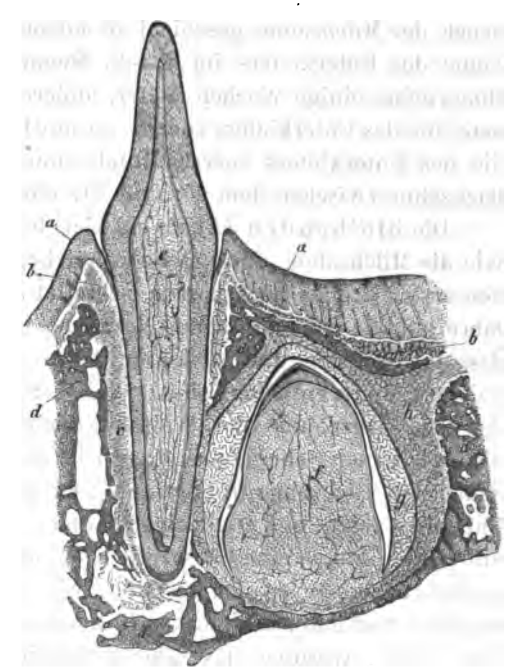


Fig. 238.

Fig. 238. Senkrechter Schnitt durch einen Teil des Kiefers und einen Milchschneidezahn samt dem Ersatzzahne einer jungen Katze. Nach einem Präparate von THIERSCH. Vergr. 14. Die Zeichnung von Dr. C. GENTH. *a* Epithel des Zahnfleisches; *b* Bindegewebslage des Zahnfleisches übergehend in *c*, das Periost der Alveole; *d* knöcherne Alveolen beider Zähne; *e* Pulpa des Milchzahnes, *f* Pulpa des Ersatzzahnes, beide mit zahlreichen Gefäßen und den Elfenbeinzellen an der Oberfläche, die nur als gestreifter Saum sichtbar sind; *g* Schmelzorgan des Ersatzzahnes, eine kleine Kappe von Schmelz und Elfenbein bedeckend, zwischen welchen Lagen eine zufällige Lücke sich findet; *h* Bindesubstanz um den Ersatzzahn, kein scharf begrenztes Säckchen darstellend.

2) die Zahnhöhle und der Zahnkanal durch fortgesetzte Ablagerungen aus der Zahnpulpa immer mehr sich verengern und der Zahnkeim entsprechend sich verkleinert und 3) aus einer vom Zahnsäckchen, das nun mit dem Perioste der Alveole verschmilzt, geschehenden Ablagerung, die schon vor dem Durchbruche beginnt, das Zement um die Wurzel sich anlegt. An Zähnen mit mehreren Wurzeln wird der anfangs einfache Keim bei seiner Verlängerung da, wo er festsitzt, gespalten und entwickelt dann um jede Abteilung herum eine Wurzel. — Der Durchbruch der Milchzähne geschieht in folgender Reihe. Innere Schneidezähne des Unterkiefers im 6.—8. Monate, innere Schneidezähne des Oberkiefers einige Wochen später, äußere Schneidezähne im 7.—9. Monate, die des Unterkiefers zuerst, vordere Backzähne im 12.—14. Monate, die des Unterkiefers zuerst, Hundszähne im 15.—20. Monate, zweite Backzähne zwischen dem 20. und 30. Monate.

Durchbruch der Milchzähne.

Bildung der bleibenden Zähne.

Die bleibenden Zähne entwickeln sich genau in derselben Weise wie die Milchzähne. Ihre Ossifikation beginnt etwas vor der Geburt in den ersten großen Backzähnen, schreitet im ersten, zweiten und dritten Jahre auf die Schneidezähne, Eckzähne und kleinen Backzähne fort, so dass im sechsten und siebenten Jahre zu gleicher Zeit 48 Zähne in beiden Kiefern enthalten sind, nämlich 20 Milchzähne und alle bleibenden, mit Ausnahme der Weisheitszähne. Beim Zahnwechsel werden die knöchernen Scheidewände, welche die Alveolen der bleibenden von denen der Milchzähne trennen, aufgesaugt, wie dies Fig. 238 im ersten Entstehen zeigt, und zugleich schwinden die Wurzeln der letzteren von unten her infolge eines Resorptionsvorganges, der nach meinen Untersuchungen genau so sich gestaltet, wie bei der typischen Knochenresorption, und unter Bildung von Howshipschen Grübchen und Ostoklasten sich macht, worüber das Nähere in meiner Arbeit über die Resorption des Knochengewebes (Leipzig 1873) nachgesehen werden kann. So kommen die bleibenden Zähne, deren Wurzeln mittlerweile sich verlängern, gerade unter die lose gewordenen Kronen der Milchzähne, die endlich, wenn letztere noch mehr hervortreten, ausfallen und ihnen den Platz einräumen. Das Hervorbrechen der bleibenden Zähne geschieht in folgender Ordnung: erster großer Backzahn im siebenten Jahre, innerer Schneidezahn im achten Jahre, seitlicher Schneidezahn im neunten Jahre, erster kleiner Backzahn im zehnten Jahre, zweiter kleiner Backzahn im elften Jahre, Eckzahn im zwölften Jahre, zweiter großer Backzahn im dreizehnten Jahre, dritter Backzahn zwischen dem 17. bis 19. Jahre.

Das Zahnfleisch des Fötus und besonders des Neugeborenen ist vor dem Durchbruche der Milchzähne weißlich und sehr fest, fast von der

Dichtigkeit eines Knorpels und besteht aus den gewöhnlichen Schleimhautelementen, jedoch mit einer bedeutenden Beimengung eines mehr sehnigen Gewebes, in dem größere und kleinere Nester von teilweise verhorntem Epithel sich finden, die nichts als Reste der embryonalen Schmelzkeime sind.

Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen entwickeln sich nach dem Typus der schon früher besprochenen Thränendrüsen und Milchdrüsen und sind anfangs nichts als cylindrische, am Ende leicht verbreiterte, solide Sprossen der tieferen Epithelialschichten der Mundhöhle, welche von einer Mesodermschicht, einer Fortsetzung der Mucosa, umgeben sind (Fig. 234 *sm*). Von den einzelnen Speicheldrüsen erscheint die *Submaxillaris* zuerst, dann die *Sublingualis* und in dritter Linie die *Parotis*, und zwar treten alle drei, verglichen mit den Hautdrüsen, in sehr früher Zeit, d. h. in der zweiten Hälfte des zweiten Monates auf und schreiten in ihrer Entwickelung auch ziemlich rasch voran, so dass sie im dritten Monate, die Größe abgerechnet, schon ziemlich ausgebildet sind.

Schleimdrüsen der Mundhöhle.

Die Schleimdrüsen der Lippen, der Zunge, des Gaumens u. s. w. werden in einer viel späteren Zeit angelegt als die Speicheldrüsen und zwar erst im vierten Monate; abgesehen hiervon stimmen dieselben aber vollkommen mit den größeren Drüsen der Mundhöhle überein.

Tonsillen.

Die Tonsillen treten im vierten Monate auf in Gestalt einer einfachen Spalte oder spaltenförmigen Ausbuchtung der Schleimhaut jeder Seite, die in einer Linie mit der Ausmündung der Eustachischen Trompete oder eher noch etwas weiter dorsalwärts (über derselben) liegt als diese. Im fünften Monate ist jede Tonsille ein plattes Säckchen mit spaltenförmiger Öffnung und einigen kleinen Nebenhöhlen, dessen mediale Wand fast wie eine Klappe erscheint. Die laterale Wand und der Grund des Säckchens sind schon bedeutend verdickt, und zeigt die mikroskopische Untersuchung, dass hier im Bindegewebe der Schleimhaut eine reichliche Ablagerung von zelligen Elementen stattgefunden hat, welche jedoch um diese Zeit noch als eine ganz kontinuierliche erscheint und nicht in besonderen Follikeln enthalten ist. Auch im sechsten Monate sieht man von Follikeln noch nichts Bestimmtes, dagegen sind dieselben bei Neugeborenen und ausgetragenen Früchten in der Regel sehr deutlich.

Schlund.

Als Schlund kann der Teil des embryonalen Mitteldarmes bezeichnet werden, der an seinen Seiten die vier Schlundfurchen und Kiemenbogen und in seiner Vorderwand das Herz trägt, welcher Teil des Darmes, wie die Längsschnitte Fig. 40 und 109 lehren, beim Hühnchen und beim Säugetiere anfänglich fast ganz am Kopfe liegt. Querschnitte dieses Darmstückes zeigen, dass der Schlund sehr breit und in der Rich-

tung von vorn nach hinten abgeplattet ist, sowie dass das denselben auskleidende Entoderm am vorderen Ende (Fig. 109) und an der ventralen Wand dicker ist. Eine besondere Erscheinung ist auch die, dass der Schlund anfänglich mit Ausnahme der Stellen, wo er an die Halshöhle oder Parietalhöhle des Halses angrenzt (s. Fig. 38, 39, 105, 106) und einen Beleg von der Darmfaserplatte erhält, keine besondere Umhüllung vom mittleren Keimblatte besitzt, sondern mit seinem Entoderm einfach der Chorda, den Urwirbelplatten des Kopfes, den Kiemenbogen und zum Teil auch unmittelbar den Aortenbogen anliegt (Fig. 31, 201). Durch Abspaltung einer Lage Mesoderms hinter den seitlichen Teilen des Schlundes und durch ein Hervorwachsen derselben gegen die Mittellinie nach Art der Mittelplatten erhält dieses Darmstück später seine hintere Wand.

Speiseröhre.

Das Endstück des von mir sogenannten Anfangsdarmes oder die Speiseröhre ist, wie der Schlund, von Anfang an ein äußerst kurzer Abschnitt und bleibt länger in diesem Stadium als der Schlund. Erst mit der Streckung des Embryo und der Ausbildung der bleibenden Brustwand entwickelt sich auch dieser Teil mehr und nimmt Verhältnisse an, die von den bleibenden nicht mehr wesentlich sich unterscheiden. Auch dieses Darmstück hat ursprünglich keine besondere Wand an der hinteren Seite und gewinnt dieselbe erst später in der vorhin angegebenen Weise. Beim acht Wochen alten Embryo ist die Höhle der Speiseröhre zum Teil durch das Epithel verschlossen und hat dieselbe stellenweise zwei bis drei Lumina.

§ 44.

Mitteldarm und Enddarm.

Mitteldarm.

Der eigentliche Mitteldarm ist derjenige Teil des Urdarmes, der am längsten im Zustande einer Halbrinne verweilt und am spätesten vom Dottersacke sich abschnürt, doch gehen auch diese Vorgänge beim Menschen sehr schnell vor sich und muss man bis zum Anfange der dritten Woche zurückgehen, um den Darm noch in diesem Stadium zu finden, von welchem bis jetzt keine andere als die berühmte Zeichnung von Coste vorliegt (Fig. 239) und eine Abbildung von His (Taf. VI, Fig. 1 A, B) von einem Embryo von 2,45 mm, dessen Darm etwas mehr geschlossen war. Nur wenig ältere Embryonen, wie diejenigen der Fig. 117 und 118, zeigen den Darm bis auf die Stelle, mit welcher der Dottergang sich verbindet, bereits geschlossen. Von einem Embryo von fünf Wochen zeigt Fig. 141 den Darm bis auf eine kleine Stelle des Dünndarmes geschlossen, die den Dottergang entsendet.

An Querschnitten ist die allmähliche Ausbildung des Darmrohres beim Hühnchen und bei Säugern leicht zu verfolgen und verweise ich auf Fig. 43, die ein frühes Stadium des rinnenförmigen Darmes zeigt, der in der Mitte vor der Chorda und vor den Aorten noch einzig und allein aus dem Entoderm besteht und nur ganz seitlich bei *df* die erste Andeutung der gegen die Mittellinie vorwachsenden Mittelplatten oder Gekrösplatten erkennen lässt. In Fig. 240 sind diese Mittelplatten und die angrenzenden Teile der Darmfaserplatten schon weit zwischen den Aorten, die mittlerweile auch einander entgegengerückt sind, und der tiefer gewordenen Darmrinne vorgetreten und in Fig. 241 sieht man die Mittelplatten bereits hinter der Darmrinne miteinander in der Darmnaht von Wolff, besser **Gekrösnaht** geheißen, zusammengestoßen, welche endlich an gewissen Stellen auch noch in eine besondere Platte, das **Gekröse**, sich auszieht. Mit Bezug auf den Verschluss des Darmes ist übrigens noch zu bemerken, dass derselbe an seiner ventralen Seite nicht durch eine Naht verwächst, sondern genau in derselben Weise, konzentrisch vorschreitend, sich verengert und endlich abschnürt wie das *Amnion* der Säuger und die Bauchwand.

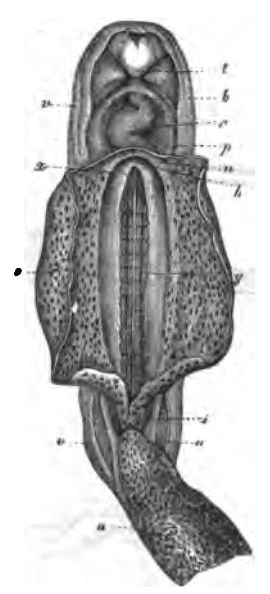


Fig. 239.

Der eben gebildete Mitteldarm ist anfänglich ganz gerade und bietet auch überall denselben Durchmesser dar, mit der einzigen Ausnahme des Magens, der schon vor der gänzlichen Abschnürung als kleine Erweiterung sich darstellt. Während nun der Magen weiter sich ausbildet, zieht sich zugleich der darauffolgende Teil, der die Anlage des Dünndarmes und Dickdarmes darstellt, schleifenförmig aus. Der **Magen** ist anfänglich nichts als ein einfacher, spindelförmiger, in der Mittellinie des Körpers gelegener gerader Schlauch, der durch ein von seiner hinteren Fläche ausgehendes kurzes Gekröse, das *Mesogastrium* von J. Müller,

Magen.

Mesogastrium.

Fig. 239. Menschlicher Embryo von 15—18 Tagen nach Coste von vorn vergrößert, mit geöffnetem und größtenteils entferntem Dottersacke. *a Allantois*, hier schon Nabelstrang; *u Urachus* oder Stiel derselben; *i* Hinterdarm; *v Amnion*; *o* Dottersack oder Nabelblase; *g* primitive Aorten, unter den Urwirbeln gelegen; die weiße Linie ist die Trennungslinie zwischen beiden Gefäßen; *x* Ausmündung des Vorderdarmes in den Dottersack; *h* Stelle, wo die *Vena umbilicalis* und die *Venae omphalomesentericae n* zusammentreffen, um ins Herz einzumünden; *p* Perikardialhöhle; *c* Herz; *b* Aorta; *t* Stirnfortsatz.

befestigt ist; bald aber dreht sich der Magen so, dass seine linke Fläche nach vorn und seine rechte Seite mehr nach hinten zu liegen kommt, nimmt zugleich eine etwas schiefe Stellung an und beginnt an seinem ursprünglich nach hinten gelegenen Rande die erste Andeutung des Blindsackes hervorzutreiben. Fig. 242 und 248 zeigen den Magen junger menschlicher Embryonen beiläufig aus diesem Stadium. Die große Kur-

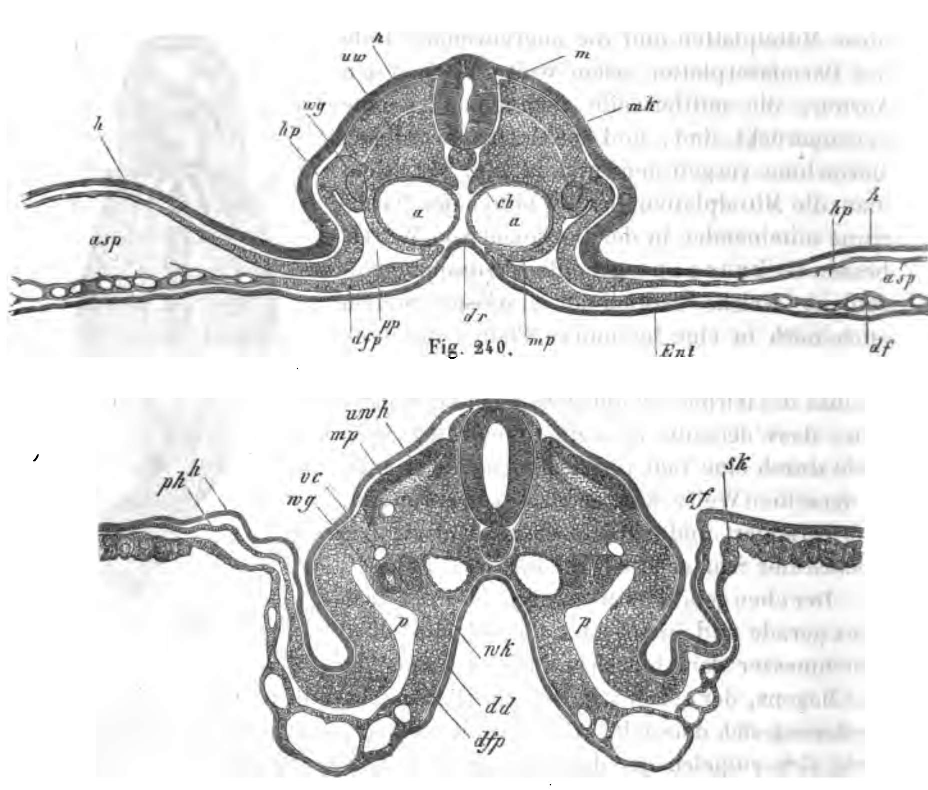


Fig. 240.

Fig. 241.

Fig. 240. Querschnitt durch einen vorderen Urwirbel eines Hühnerembryo vom Anfange des dritten Tages. ***m*** Medullarrohr; ***h*** Hornblatt; ***uwp*** Urwirbelplatte; ***hp*** Hauptplatte; ***pp*** Bauchhöhle; ***df*** Darmfaserplatte; ***ch*** Chorda; ***Ent*** Entoderm; ***a*** ***Aorta descendens;*** ***g*** Gefäße in der ***Area pellucida;*** ***uw*** Urwirbel; ***wg*** Wolffscher Gang; ***dr*** Darmrinne; ***mp*** Mittelplatte; ***asp*** Spalte, die mit der Bildung des Amnion zusammenhängt.

Fig. 241. Querschnitt durch den mittleren Teil eines Hühnerembryo vom dritten Tage mit offenem Amnion. Vergr. 40mal. ***af*** Amnionfalte; ***sk*** Seitenkappe; ***mp*** Muskelplatte; ***dr*** Darmrinne; ***vc*** ***Vena cardinalis;*** ***wg*** Wolffscher Gang; ***wk*** Wolffsche Drüse; ***p*** Peritonealhöhle; ***h*** Hornblatt; ***dd*** Darmdrüsenblatt; ***dfp*** Darmfaserplatte; ***uwh*** Rest der Urwirbelhöhle.

vatur, die dieselben schon deutlich erkennen lassen, ist der Teil des Organes, welcher ursprünglich nach hinten gegen die Wirbelsäule gerichtet war und von welchem das *Mesogastrium* ausging. Dieses Magengekröse, obschon in den Figuren nicht dargestellt, ist noch vorhanden, erscheint aber jetzt nicht mehr als eine senkrechte, hinter dem Magen gelegene Platte mit einer rechten und linken Fläche, vielmehr ist dasselbe infolge der Achsendrehung des Magens wie nach unten und links ausgezogen, so dass es seine Flächen nun vorzüglich nach der Ventral- und Dorsalseite wendet und mit dem Magen zusammen einen spaltenförmigen Raum, die *Bursa omenti majoris* begrenzt, der durch eine in der Gegend der kleinen Kurvatur gelegene Spalte in die Bauchhöhle sich öffnet. Diese kleine Kurvatur, die in Fig. 248 in einer primitiven Form auch schon sich erkennen lässt, ist nichts als der anfängliche vordere Rand des Magens, der mit der Drehung desselben nach oben und rechts zu liegen kommt. Dieselbe ist übrigens nicht frei, wie die Abbildung glauben machen könnte, vielmehr geht von derselben aus eine kurze Platte zu der in der Entwickelung schon sehr vorgeschrittenen, aber nicht dargestellten Leber, und unter dieser Platte erst, die die Anlage des kleinen Netzes ist, befindet sich der Ein-

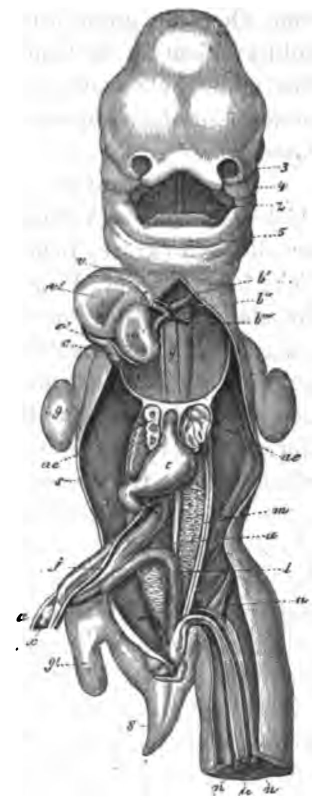


Fig. 242.

Fig. 242. Menschlicher Embryo von 35 Tagen von vorn nach COSTE. 3 linker äußerer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b Bulbus aortae*; *b'* erster bleibender Aortenbogen, der zur *Aorta ascendens* wird; *b''* zweiter Aortenbogen, der den *Arcus aortae* gibt; *b'''* dritter Aortenbogen oder *Ductus Botalli*; *y* die beiden Fäden rechts und links von diesem Buchstaben sind die eben sich entwickelnden Lungenarterien; *c'* gemeinsamer Venensinus des Herzens; *c* Stamm der *Cava superior* und *Azygos dextra*; *c''* Stamm der *Cava sup.* und *Azygos sinistra*; *o'* linkes Herzohr; *v* rechte, *v'* linke Kammer; *a e* Lungen; *e* Magen; *j Vena omphalo-mesenterica sinistra*; *s* Fortsetzung derselben hinter dem *Pylorus*, die später Stamm der Pfortader wird; *x* Dottergang; *a Art. omphalo-mesenterica dextra*; *m* WOLFFscher Körper; *i* Anlage des *Colon descendens* und *S romanum*; *n Arteria umbilicalis*; *u Vena umbilicalis*; 8 Schwanz; 9' hintere Extremität. Die Leber ist entfernt.

gang in den vorhin genannten Raum hinter dem Magen, der nichts anderes als der Netzbeutel, *Bursa omentalis,* ist. Das *Mesogastrium* ist nämlich allerdings nichts als das große Netz, und ist diese seine Bedeutung in einer nur wenig späteren Zeit, in der es durch fortgesetztes Wachstum eine über die große Kurvatur nach unten hervorragende kleine Falte bildet, nicht zu verkennen. Es ist übrigens für einmal nicht möglich, das große Netz weiter zu verfolgen, und haben wir vorerst noch die ersten Entwickelungszustände des übrigen Mitteldarmes ins Auge zu fassen.

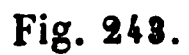
Duodenum. Ein erstes, auf den Magen folgendes kleines Stück des Darmes entwickelt an seinem Anfange ein mit dem *Mesogastrium* verbundenes kurzes dickes Gekröse, behält dagegen mit seinem Ende seine ursprüngliche Lage vor der Wirbelsäule mit der Änderung jedoch, dass dieser Abschnitt oder das *Duodenum* im Zusammenhange mit der Schiefrichtung des Magens ebenfalls eine mehr quere Stellung einnimmt, dann auf eine kurze Strecke abwärts läuft und endlich mit einer rechtwinkeligen Knickung in den übrigen Mitteldarm übergeht (Fig. 242). Der

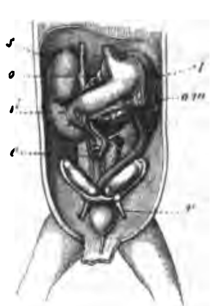
Eigentlicher Mitteldarm. übrige größere Abschnitt des Mitteldarmes oder der Darm im engeren Sinne bildet, wie schon angegeben, sehr früh eine Schleife mit nach vorn gerichteter Konvexität und entwickelt an seinem hinteren Rande ein Gekröse. Ist diese Schleife, von deren Höhe der Dottergang ausgeht, nur einigermaßen entwickelt, so tritt dieselbe mit ihrem Scheitel in den Nabelstrang ein, während zugleich die beiden Schenkel derselben, die wir als proximalen und distalen bezeichnen wollen, nahe aneinander sich legen. Dieser Zustand, den Fig. 242 versinnlicht, in welcher die Darmschleife aus dem Nabelstrange herausgezogen und auf die rechte Seite gelegt ist, tritt beim Menschen im Anfange des zweiten Monates ein, und bleibt dieser normale Nabelbruch, wie man denselben nennen könnte, bis in den Anfang des dritten Monates bestehen, in welchem erst mit der Verengerung des Nabels und der vollkommenen Verschließung des Bauches der Darm wieder in die Unterleibshöhle zurücktritt. Solange der Darm mit der erwähnten Schleife im Nabelstrange liegt, zeigt dieser übrigens zur Aufnahme derselben eine besondere kleine Höhle, welche vor den Nabelgefäßen ihre Lage hat und mit der Bauchhöhle zusammenhängt, welcher letztere Umstand nicht befremden kann, wenn man bedenkt, dass die Scheide des Nabelstranges die Fortsetzung der Bauchhaut des Embryo ist.

Drehung der Schleife des Mitteldarmes. Während die besagte Schleife des Mitteldarmes teilweise im Nabelstrange liegt, bleibt sie nicht lange in ihren ursprünglichen einfachen Verhältnissen bestehen, vielmehr erleidet dieselbe bald einige wesentliche Veränderungen, die für die Auffassung der späteren Zustände von

großer Wichtigkeit sind. Das erste ist das Auftreten einer kleinen Anschwellung an dem distalen Schenkel der Schleife in geringer Entfernung von dem Scheitel derselben, die bald einen kleinen stumpfen Anhang treibt, der in Fig. 242 dargestellt, jedoch nicht weiter bezeichnet ist. Dieser Anhang ist die Anlage des *Coecum* mit dem *Processus vermicularis*, und ergibt sich mit dem Erscheinen desselben deutlich und klar, dass auch von diesem Schenkel der Schleife noch ein Teil zur Bildung des Dünndarmes verwendet wird, sowie dass der Dottergang oder der *Ductus omphalo-mesentericus*, der, solange er erhalten ist, vom Scheitel der Schleife abgeht, mit dem Teile des Dünndarmes verbunden ist, der später als *Ileum* erscheint. Kurze Zeit nachdem diese Trennung von Dünndarm und Dickdarm deutlich geworden ist, was in der sechsten




Fig. 243.


Fig. 244.

Woche geschieht, beginnt eine Drehung der beiden Schenkel der Darmschleife umeinander, so dass der distale Schenkel erst nach links und dann über den andern und nach rechts zu liegen kommt, von welchen Verhältnissen die halbschematische Fig. 243 eine Anschauung gibt. Zugleich mit dieser Drehung treten auch in der siebenten Woche die ersten Windungen am Dünndarme auf, welche, am Ende desselben und auf der Höhe der Schleife beginnend, bald so weit zunehmen, dass schon in der achten Woche ein kleiner, rundlicher Knäuel von fünf bis sechs Windungen im Nabelstrange drin liegt. Im dritten Monate bilden sich nun die besprochene Drehung und die Windungen noch mehr aus, während zugleich der Dickdarm sich verlängert und der Darm wieder in die Unterleibshöhle eintritt, und stellt sich dann bald ein Verhältnis her, wie es das Schema Fig. 243 und die naturgetreue Abbildung Fig. 244

Fig. 243. Drei halbschematische Abbildungen zur Darstellung der Drehung des Dickdarmes um den Dünndarm. *v* Magen; *d Duodenum;* *t* Dünndarm; *c* Dickdarm.

Fig. 244. Ein Teil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *om* großes Netz; *c Coecum;* *r Lig. uteri rotundum.* Außerdem sieht man Blase, *Urachus, Ovarium, Tuba,* Uterusanlage, Magen, *Duodenum, Colon.*

wiedergibt. Der Dickdarm bildet nun eine große Schleife, die bis an den Magen reicht und dort vom großen Netze (*om*) bedeckt ist. An derselben unterscheidet man ein gut ausgeprägtes *Colon descendens*, das vom Magen fast bis zum Ovarium reicht, die Anlage des *S romanum* an der medialen Seite der Geschlechtsdrüse, ein kurzes *Colon transversum*, das kaum über die Mittellinie reicht, und ein kleines, wie das spätere *Colon ascendens* gebogenes Stück, dessen *Coecum* (*c*) fast genau in der Mittellinie steht. Von diesen Teilen verdanken das *Colon transversum* und *Colon ascendens* ihre Entwickelung dem distalen Schenkel der primitiven Darmschleife; die Biegung, mit welcher derselbe in Fig. 242 in das gerade Darmstück *i* übergeht, ist die *Flexura coli lienalis* und aus dem Stücke *i* wird das *Colon descendens* und das *S romanum*. Das *Mesocolon*, das überall gut entwickelt ist, hat sich infolge der Drehung der ursprünglichen Darmschleife über das Ende des Duodenum gelegt, mit dem es dann später verwächst, und was den Dünndarm anlangt, so liegt derselbe nun mit schon zahlreicheren Windungen teils in der Konkavität des Dickdarmbogens, teils ventralwärts von demselben und nach rechts vom *Colon ascendens*.

Sind einmal diese Verhältnisse begriffen, so bietet das Weitere keine Schwierigkeiten mehr. Durch fortgesetztes Längenwachstum rückt der Dickdarm immer mehr an seine spätere Stelle, doch dauert es lange, bis das *Colon ascendens* vollkommen ausgebildet ist. Will man die Verhältnisse ganz genau bezeichnen, so hat man zu sagen, dass im vierten und fünften Monate das *Colon ascendens* noch ganz fehlt (siehe Kölliker, Lage der weiblichen Geschlechtsorgane, Fig. 6), indem um diese Zeit das *Coecum* im rechten *Hypochondrium* unter der Leber seine Lage hat und unmittelbar in den Quergrimmdarm übergeht. Es wird nämlich das scheinbare *Colon ascendens* des dritten Monates später zur Vervollständigung des *Colon transversum* benutzt, und rückt das *Colon* erst vom sechsten Monate an (Kölliker, l. c. Fig. 8) gegen die *Fossa iliaca dextra* herab. Die weitere Entwickelung des *Colon* anlangend, so ist zu bemerken, dass die *Haustra* und *Ligamenta coli* im sechsten Monate deutlich werden, sowie dass das *Colon descendens* mit dem Wachstume der Teile das vollständigere Gekröse, das es ursprünglich besitzt, dadurch einbüßt, dass dieses nicht in gleichem Maße wie die übrigen Teile wächst. Dieses Darmstück ist übrigens anfänglich sehr kurz und wird von dem großen *S romanum* bei weitem übertroffen, das mit ihm verwechselt worden ist (siehe Kölliker, l. c. Fig. 8). *Coecum* und *Processus vermicularis* stellen lange Zeit einen einzigen, verhältnismäßig großen, blinden Anhang des Darmes dar, dessen Ende erst spät zurückbleibt und dann zum wurmförmigen Anhange sich gestaltet. — Der

Dünndarm zeigt, abgesehen von der Vermehrung seiner Schlingen an Zahl durch fortgesetztes Längenwachstum, Eigentümlichkeiten der Lagerung, die mit der Größe der Leber und der anfänglich geringen Entwickelung des Dickdarmes und Magens zusammenhängen, wie Fig. 260 und meine oben zitierte Abhandlung in Fig. 6 lehren. Ich betone besonders, dass der Dünndarm lange den ganzen scharfen Rand der Leber berührt, zum Teil an die untere Fläche des rechten Leberlappens und den Magen angrenzt und das *Colon* größtenteils bedeckt.

Bauchfell.

Wir wenden uns nun zur Schilderung der Entwickelung des Bauchfelles und der Netze. Das Bauchfell hat keine primitive Lage des Keimes als Ausgangspunkt, vielmehr bildet sich dasselbe erst nach der Entwickelung der Bauchhöhle an den der Höhle zugewendeten Oberflächen der Bauchwände und Eingeweide. Diesem zufolge entsteht das Bauchfell nicht als ein ursprünglich geschlossener Sack, in den die Eingeweide hineinwachsen, sondern bildet sich gleich *in toto* sowohl mit seinem parietalen als visceralen Blatte *in loco*, und kann der alten Auffassung, die den Beschreibungen des Bauchfelles in der Anatomie immer noch zu Grunde gelegt wird, höchstens das zugegeben werden, dass die von den Eingeweiden eingenommenen scheinbaren Einstülpungen des Bauchfelles im Laufe der Zeit immer mehr sich vergrößern, in welchen Fällen jedoch das Bauchfell nicht einfach mechanisch ausgedehnt wird, sondern selbständig mitwuchert.

Netze.

Die Bildung der Netze ist durch die Untersuchungen von Meckel und J. Müller vor allem aufgehellt worden. Vom großen Netze wurde bereits angegeben, dass dasselbe ursprünglich nichts als das Magengekröse, *Mesogastrium*, ist und wie, im Zusammenhange mit der Drehung des Magens, die erste Anlage des Netzbeutels entsteht. Da das *Mesogastrium* ursprünglich von der Speiseröhre und dem *Diaphragma* bis zum *Pylorus* reicht und das *Duodenum*, wenn auch an seinem Anfange mit einem Gekröse versehen, in dem das *Pankreas* sich entwickelt (siehe unten), doch kurz an der hinteren Bauchwand befestigt ist und an seinem Endstücke sogar nie ein Gekröse erhält, so muss, wenn mit der Drehung des Magens zwischen demselben und dem *Mesogastrium* ein spaltenförmiger Raum entsteht, dieser in der Gegend der kleinen Kurvatur durch eine kürzere Spalte sich öffnen. Im Zusammenhange mit der Entwickelung der Leber vom *Duodenum* aus, der Lebergefäße und der *Vena omphalo-mesenterica* und *Vena portae* entsteht nun aber auch noch von der kleinen Kurvatur und vom *Duodenum* her eine zweite Bauchfellplatte, das kleine Netz und das *Lig. hepato-duodenale*, durch welche auch über dem Magen ein geschlossener Raum, die *Bursa omenti minoris*, gebildet wird, der als Verlängerung des eigentlichen Netzbeutels

erscheint. Die genannte Platte erstreckt sich vom rechten Rande der Speiseröhre, der ganzen kleinen Kurvatur und dem oberen Teile des *Duodenum* zur *Porta hepatis*, zum ganzen hinteren Teile des *Sulcus longitudinalis sinister*, in dem der *Ductus venosus* liegt, und auch zum *Diaphragma* zwischen der Speiseröhre und der genannten Furche und stellt ein eigentliches Lebergekröse dar. Der Raum hinter dieser Platte würde, wenn die Leber frei wäre, unter dem rechten Leberlappen durch eine große Spalte ausmünden, da jedoch dieses Organ im Bereiche der hinteren Hohlvene an der hinteren Bauchwand festsitzt und durch das *Lig. coronarium* am Zwerchfelle anhaftet, so bleibt nur die als WINSLOWsches Loch bekannte Lücke, die dann zugleich auch den Eingang zum Netzbeutel darstellt.

Das große Netz oder *Mesogastrium* geht anfangs von der großen Kurvatur hinter dem Magen direkt zur Mittellinie der hinteren Bauchwand. Bald aber wuchert es in der Gegend der Kurvatur in eine freie Falte vor, die schon im zweiten Monate deutlich ist und im dritten Monate schon um die halbe Breite des Magens vorragt (Fig. 244). Anfänglich hat dieses eigentliche *Omentum majus* mit dem *Colon* gar nichts zu thun, sowie aber dieses so sich entwickelt hat, wie Fig. 244 darstellt, deckt das große Netz das *Colon transversum*, ohne jedoch für einmal mit ihm sich zu verbinden. Später jedoch verwächst die hintere Platte des großen Netzes mit der oberen Lamelle des *Mesocolon* und mit dem *Colon transversum* selbst, Verhältnisse, die ich besonders betone, da immer noch in mehreren Handbüchern der Anatomie die Lehre vorgetragen wird, dass die hintere Platte des Netzes das *Colon* ganz zwischen seine Lamellen nehme. Der embryonale Netzbeutel reicht, wie aus dem Gesagten hinreichend klar ist, ursprünglich bis in das untere Ende des grossen Netzes, ein Verhalten, das noch beim Neugeborenen leicht sich nachweisen lässt. Später verwachsen, wie bekannt, beide Netzplatten in größerer oder geringerer Ausdehnung miteinander, doch findet man auch beim Erwachsenen dieselben nicht gerade selten noch vollkommen getrennt. Der Ausgangspunkt des Magengekröses, anfangs in der Mittellinie der Bauchhöhle gelegen, verschiebt sich später nach links, wie TOLDT annimmt (Denkschr. d. Wiener Akad., Bd. 41), durch Verwachsung mit dem das *Pankreas* enthaltenden Duodenalgekröse. Mir scheint, dass Lageänderungen durch Wachstumsverhältnisse zur Erklärung genügen, und verweise ich auf Fig. 7 meiner embryologischen Mitteilungen in der Hallenser Festschritt von 1879 (Querschnitt durch Magen und Netze eines Kaninchenembryo). In betreff mancher Einzelheiten vergleiche man die sorgfältige Arbeit von TOLDT.

Enddarm.

Der Enddarm reicht bei jungen Embryonen von Säugern bis

nahezu in das letzte Ende des Schwanzes, weit über die Gegend des späteren *Anus* hinaus (Fig. 245 *ed*), über welche *Pars postanalis intestini* Näheres in meiner Entwickelungsgeschichte, 2. Auflage, S. 844 zu finden ist.

Anusöffnung.

In betreff der Bildung der Afteröffnung habe ich dem früher Bemerkten (§ 11) noch folgendes nachzutragen. Beim Kaninchen entsteht die Anusöffnung zwischen dem elften und zwölften Tage und vermisse ich bei der Bildung derselben eine stärkere Grubenbildung an der äußeren Oberfläche, wie sie bei der Bildung des Mundes statthat. Wohl aber senkt sich das Ektoderm in Form einer engen sagittalen Spalte gegen die Kloake oder den Raum, in welchem Allantois und Hinterdarm zusammentreten, ein und hier findet dann, vielleicht unter Mitbeteiligung einer Ausstülpung des Entoderms, schließlich der Durchbruch statt. Fig. 245 zeigt bei *a* die Anus- oder Kloakenspalte schon gebildet, und stellt der scheinbare Verschluss der Öffnung die eine Seitenwand derselben dar. Die Kloake *cl* führt nach vorn zum Anfange des Urachus, der nun *Sinus urogenitalis* heißen kann, weil der Wolffsche Gang *wg*, der den Nierenkanal *n* aufnimmt, in denselben einmündet. In die dorsale Ausbuchtung der Kloake *hg* öffnet sich der von dem Schnitte nicht getroffene Hinterdarm, und in den Schwanz *s* erstreckt sich von der Kloake aus noch ein ansehnliches Stück der eben besprochenen *Pars postanalis intestini ed*.

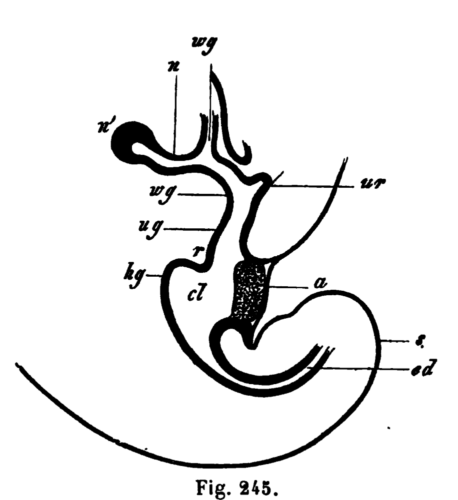


Fig. 245.

Zwischen dem zwölften und vierzehnten Tage verschwindet der Schwanzteil des Darmes ganz, und wuchert zugleich die Falte *r* oder die Perinealfalte zwischen dem *Sinus urogenitalis* und dem Darme in die Kloake vor, bis sie am vierzehnten Tage nahe an der Kloakenmündung anlangt und jetzt schon wie eine Querleiste die früher einfache Öffnung

Fig. 245. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden. Vergr. 45mal. *a* Kloakenöffnung; *cl* Kloake; *ug* *Sinus urogenitalis*; *ur* *Urachus*; *wg* Wolffscher Gang; *n* *Ureter*; *n'* Nierenanlage; *hg* Stelle, wo in der Mittellinie der Hinterdarm einmündet; *r* Perinealfalte zwischen Hinterdarm und *Sinus urogenitalis*; *ed* Schwanzteil des Enddarmes; *s* Schwanz.

scheidet. Ihr gänzliches Vortreten geschieht zwischen dem vierzehnten und sechzehnten Tage und zugleich vereinigen sich auch die mittlerweile zu beiden Seiten des vorderen Teiles der Kloake entstandenen Geschlechtsfalten mit der genannten Querleiste zur Bildung des Dammes (siehe unten bei den Geschlechtsorganen). Bei jungen Kaninchenembryonen mit zwei bis drei Urwirbeln fand ich hinter dem Primitivstreifen eine Stelle, an welcher Ektoderm und Entoderm verbunden sind (Würzb. Sitzungsberichte 1883). Nach Strahl (Marb. Sitzungsberichte 1884) wird diese Stelle zur Kloakenöffnung. Wenn dem so ist, so wäre mithin die Verdrängung des Mesoderms in dieser Gegend beim Kaninchen eine sehr früh auftretende Erscheinung.

Entwickelung der Darmhäute.

Zum Schlusse bespreche ich noch die Entwickelung der einzelnen Darmhäute.

Das Epithel des Darmrohres stammt vom Entoderm und ist anfänglich zur Zeit der ersten Anlage des Darmes überall ein Pflasterepithel. Später wandelt sich dasselbe im Vorderdarme und im Enddarme in ein einfaches Cylinderepithel um, aus welchem dann eine geschichtete Lage hervorgeht, die mehrschichtiges Cylinderepithel heißen kann, und aus dieser entwickeln sich schließlich die bleibenden Zustände.

Die übrigen Wandungen des Darmkanales entstehen alle aus der Darmfaserplatte von Remak unter Mitbeteiligung einer von seiten der Aorta aus einwachsenden gefäßhaltigen Schicht, die von Schenk unter dem Namen »Darmplatte« mit Unrecht von den Urwirbeln abgeleitet wird und vor allem zur *Mucosa* sich zu gestalten scheint.

Die Papillen und Zotten des Darmes sind, wo sie vorkommen, einfach Wucherungen der *Mucosa* und des Epithels. Von diesen bleibenden Zotten hat man die vorübergehenden Wucherungen der *Mucosa* zu unterscheiden, die im Magen und Dickdarme im Zusammenhange mit der Bildung der Drüsen auftreten und zur Entstehung von vergänglichen Zotten führen, die anfangs täuschend denen des Dünndarmes und des Pylorusteiles des Magens gleichen. Im weiteren Verlaufe vereinen sich jedoch allmählich die Basalteile dieser Zotten der Faserhaut durch niedrige Fältchen, so dass kleine Grübchen entstehen, von denen jedes eine hohle Ausbuchtung des Epithels oder ein Drüsenende aufnimmt. Später erheben sich diese Verbindungsfältchen oder Leistchen immer mehr und erreichen die halbe Höhe der Zotten, so dass nun die Oberfläche der Faserhaut wie eine Bienenwabe aussieht, von deren Zellenrändern fadenförmige Fortsätze ausgehen würden. Zuletzt endlich gelangen die Verbindungsfalten bis zur Spitze der Zotten und nimmt dann mit dem Verschwinden der letzteren die gesamte Schleimhautoberfläche das

Aussehen einer Bienenwabe an, in deren Fächern die nunmehr vollständig angelegten Drüsen stecken.

Mit dieser Schilderung der Umgestaltung der Schleimhautoberfläche von Magen und Dickdarm ist auch zugleich die Bildungsweise der Magen- und Dickdarmdrüsen in ihren Hauptzügen geschildert. Die beiderlei Drüsen entstehen von Hause aus als hohle Cylinderchen und ist der erste Schritt zu ihrer Bildung das Auftreten von vielen dichtstehenden Erhebungen des Epithels im Zusammenhange mit der Bildung der Zotten der Faserhaut. Im Dickdarme wird dann einfach nach und nach der zwischen mehreren Zotten befindliche Raum dadurch in einen Drüsenschlauch umgewandelt, dass von der Basis der Zotten aus Epithel und Schleimhaut mit Falten vorwuchern, bis endlich die Falten die Spitzen der Zotten erreicht haben, womit dann die Drüsenmündungen und zugleich eine glatte Oberfläche der Schleimhaut gegeben ist. Im Magen sind die Verhältnisse überall da die gleichen, wo derselbe einfache Drüsen enthält. Wo dagegen zusammengesetzte solche Organe sich finden, bilden sich zwischen den weiter abstehenden primitiven Zotten außer den Verbindungsfalten noch im Grunde einer jeden Grube Nebenfältchen (und kleinere Grübchen), welche nicht bis zur Oberfläche der Schleimhaut heraufwachsen wie die andern und später in die von ihnen umschlossenen kleineren Grübchen die Enden der zusammengesetzten Drüsen aufnehmen, während deren einfache Anfänge (*stomach cells*, TODD-BOWMAN) in den von den Hauptfalten und Zotten umgebenen größeren Fächern liegen.

Magen- und Dickdarmdrüsen.

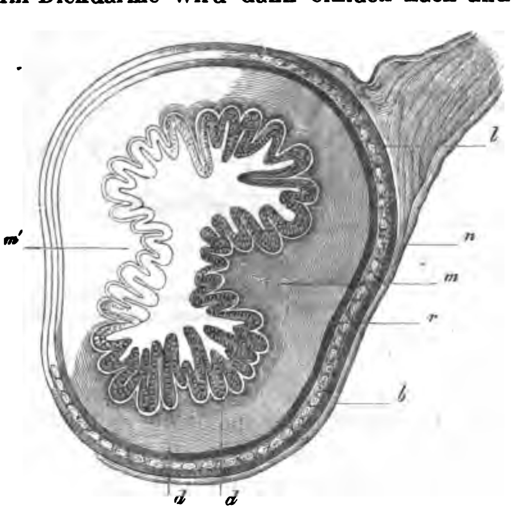


Fig. 246.

Im Dünndarme sind die Vorgänge bei der Bildung der Drüsen scheinbar nicht so auffallend, weil die Zotten während der Bildung der Drüsen nicht schwinden, sondern sogar noch länger werden. Geht man

Dünndarmdrüsen.

Fig. 246. Querschnitt des Mastdarmes eines menschlichen Embryo des vierten Monates, 35mal vergr. *b Peritoneum*; *l* Längsmuskeln; *n* Zwischenlage (nervöser Plexus?); *r* Ringmuskeln; *m* und *m'* Leisten der *Mucosa*; *d* Drüsenanlagen.

jedoch den Erscheinungen näher nach, so ergibt sich, dass auch hier die Drüsen und der drüsenhaltige Teil der *Mucosa* zwischen den Zotten ebenso entsteht wie an den andern Orten, mit dem Unterschiede jedoch, dass in den Vertiefungen zwischen den Zotten die Faserlage der *Mucosa* von Anfang an netzförmig verbundene Fältchen liefert und das Epithel von Hause aus in die so entstehenden Grübchen kurze Hohlsprossen hineintreibt. Grübchen und Epithelialsprossen wachsen dann, wie es scheint, miteinander und mit den Zotten fort, doch wäre es auch mög-

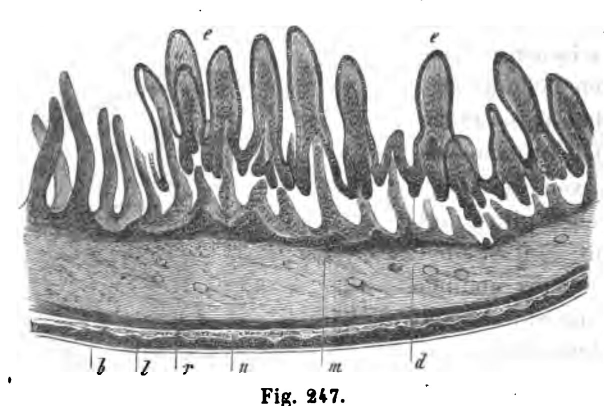


Fig. 247.

lich, dass früher oder später die epithelialen Schläuche auch in die Tiefe wucherten, um so mehr, als bei den Brunnerschen Drüsen ein solcher Vorgang wirklich sich beobachten lässt, indem diese Drüsen anfangs weit von den tiefsten Lagen der *Mucosa* abstehen, welche sie später ganz durchsetzen.

Bau der Darmwandungen des Menschen. Ich füge nun noch einige Bemerkungen über den menschlichen Darmkanal bei.

Speiseröhre. Die Speiseröhre zeigt vom zweiten Monate an (Demon, Dév. du tube pigestif, Lille 1883), im vierten bis sechsten Monate (Neumann, Kölliker, Demon) und stellenweise noch beim ausgetragenen Kinde (Demon) Flimmerepithel, ebenso die Zungenwurzel vom *Foramen coecum* bis zur *Epiglottis* (Neumann).

Magen. Im Magen beginnt die Bildung der Drüsen im vierten Monate und sind dieselben im fünften Monate schon ganz gut ausgebildet und 0,13—0,22 mm lang.

Dünndarm. Am Ende des zweiten und im dritten Monate treten die Darmzotten

Fig. 247. Querschnitt durch einen Teil des Dünndarmes eines menschlichen Embryo des sechsten Monates. Vergr. 35mal. *l* Längsmuskeln; *n* Zwischenschicht (Auerbachscher Plexus); *r* Ringmuskeln; *m Mucosa propria* mit Zotten; *e* Zottenepithel abgehoben; *b* Bauchfell; *d* Lieberkühnsche Drüsen.

anfangs vereinzelt und bald sehr zahlreich auf und messen in der neunten bis zehnten Woche 0,09—0,13 mm, während das Epithel 18 μ dick ist. In der dreizehnten Woche zeigt sich auch von den Lieberkühnschen Drüsen die erste Spur in Gestalt kleiner warzenförmiger, hohler Auswüchse des Epithels von 45—90 μ Länge, die in Vertiefungen der Faserhaut zwischen den Zotten derselben ihre Lage haben. Im sechsten Monate messen die Zotten 0,45—0,68 mm und die Drüsen 0,090—0,135 mm.

Dickdarm.

Im Dickdarme und Mastdarme entwickeln sich beim Menschen die oben schon besprochenen vorübergehenden Zotten und die Drüsen vom vierten Fötalmonate an und erreichen bis zum siebenten bis achten Monate ihre vollständige Ausbildung.

Peyersche Drüsen.

In betreff der follikulären Organe des Darmes haben wir nur wenige Erfahrungen. Die Peyerschen Haufen treten im sechsten Monate auf. Im siebenten Monate sind dieselben ganz deutlich, haben Follikel von 0,31—0,36 mm, die ziemlich weit voneinander abstehen und im Grunde ansehnlicher, von dichtstehenden Zotten umgebener Vertiefungen ihre Lage haben.

B. Entwickelung der größeren Darmdrüsen.

§ 45.

Lungen, Thyreoidea, Thymus.

Lunge.

Die Lunge entwickelt sich sowohl beim Hühnchen als bei den Säugetieren in einer sehr frühen Zeit, ungefähr gleichzeitig mit der Leber, und zwar als eine unpaare Abschnürung der ventralen Hälfte der Speiseröhre im Gebiete des Halses, an welcher in erster Linie nur das Entoderm sich beteiligt. Diese erste Anlage, die die Luftröhre darstellt, treibt kurze Zeit nach ihrem Auftreten an ihrem unteren Ende zwei seitliche hohle Ausbuchtungen, die die eigentlichen Lungen darstellen, worauf dann später auch die von der Darmfaserplatte herrührende sehr dicke mesodermatische Hülle des Organes nach und nach von der Speiseröhre sich löst (s. die nach der Natur dargestellten Querschnitte in m. Entw., 2. Aufl., Fig. 527).

Lunge des Menschen.

Über die frühesten Zustände der Lungen des Menschen liegen Erfahrungen von Coste, mir und His vor, denen zufolge die Entwickelung hier ebenso vor sich geht wie bei den Säugern. Die frühesten Zustände von Embryonen von 4,0 und 7,0 und 7,5 mm gibt His (Taf. II, Fig. 40—45, Taf. V, Fig. 67—72, Taf. VIII, Fig. 22, 23) mit dazu gehörenden Konstruktionen. Die Lungen eines vier Wochen alten Embryo gebe ich in Fig. 248.

Weitere Entwickelung der Lunge des Menschen.

Die weitere Entwickelung der Lunge ist beim Menschen ebenso wie bei Tieren im ganzen leicht zu verfolgen, und lässt sich im allgemeinen sagen, dass, während die Faserschicht fortwuchert, das innere Epithelialrohr hohle Aussackungen oder Knospen erzeugt, welche, rasch sich vermehrend, bald in jeder Lunge ein ganzes Bäumchen von hohlen Kanälen mit kolbig angeschwollenen Enden erzeugen, von welchen aus dann durch Bildung immer neuer und zahlreicherer hohler Knospen endlich das ganze respiratorische Höhlensystem geliefert wird. Hierbei ist meiner Meinung nach das Epithelialrohr in erster Linie das Bestimmende und nicht, wie Boll annimmt, die Faserhaut und ihre Gefäße. Doch leugne ich keineswegs, dass nicht auch diese Hülle durch die von ihr ausgeübten Widerstände auf die Gestaltung der einzelnen Teile einwirkt. Möglich, dass auch in späteren Stadien beide Momente sich ziemlich die Wage halten. Dagegen wird niemand bestreiten können, dass bei der ersten Entstehung des Organes zu einer Zeit, wo die Gefäße noch ganz fehlen, dann bei der Entstehung der Luftsäcke der Vögel (s. Fig. 80 bei Remak) das Epithelialrohr das wesentliche Aktive ist.

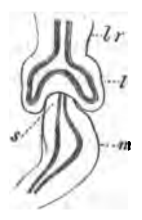


Fig. 248.

Innere Veränderungen der Lungen.

Gegen das Ende des zweiten Monates kommen auch die Lungen mit zunehmendem Wachstume, Vergrößerung der Brusthöhle und mit dem Zurückbleiben des Herzens scheinbar höher herauf zu liegen und im dritten Monate haben dieselben schon ganz ihre typische Lage neben und hinter dem Herzen.

Gehen wir etwas näher auf die inneren Veränderungen der Lunge ein, so finden wir, dass schon am Ende des zweiten Monates, um welche Zeit auch die großen Lappen deutlich werden, die Enden der Bronchialästchen in kolbenförmige Erweiterungen von 0,36 mm, die primitiven Drüsenbläschen, ausgehen, welche um diese Zeit einzig und allein an der Oberfläche der Lappen zu finden sind. Diese Verhältnisse, die Fig. 249 und 250 aus dem dritten Monate darstellen, finden sich unter fortgesetzter Teilung der Bronchien und Vermehrung der Drüsenbläschen auch im vierten und fünften Monate, nur dass die Drüsenbläschen allmählich auf 0,27—0,10 mm sich verkleinern.

Um diese Zeit erscheinen auch die Bläschen alle zu vieleckigen

Fig. 248. Lungen und Magen eines vier Wochen alten menschlichen Embryo, etwa 12mal vergr. *lr* Luftröhre, von der Speiseröhre noch nicht vollkommen abgeschnürt; *l* Lungen 0,72 : 0,40 mm groß, mit ihrem Ende dorsalwärts um die Speiseröhre herumgelegt, hinten an die Wolffschen Körper, ventralwärts an die Leber angrenzend aber von beiden durch eine dünne Membran (Diaphragma) geschieden; *s* Speiseröhre; *m* Magen.

Läppchen von 0,54—1,08 mm vereint, welche oft wieder kleinere Häufchen von vier bis fünf Bläschen unterscheiden lassen, und treten vom vierten Monate an sowohl in der Luftröhre als in allen Bronchien in den Lungen Flimmerhaare auf dem Epithel auf.

Bis jetzt folgte die Lunge ganz dem Typus einer gewöhnlichen traubenförmigen Drüse; auf einem gewissen Stadium angelangt, ändert sich jedoch dieser Typus und entstehen die eigentümlichen kleinsten Lungenläppchen mit den innig vereinten und wie in einen gemeinschaftlichen Hohlraum einmündenden Drüsenbläschen, den Luftzellen, dadurch, dass ein Bronchialende mit den betreffenden endständigen

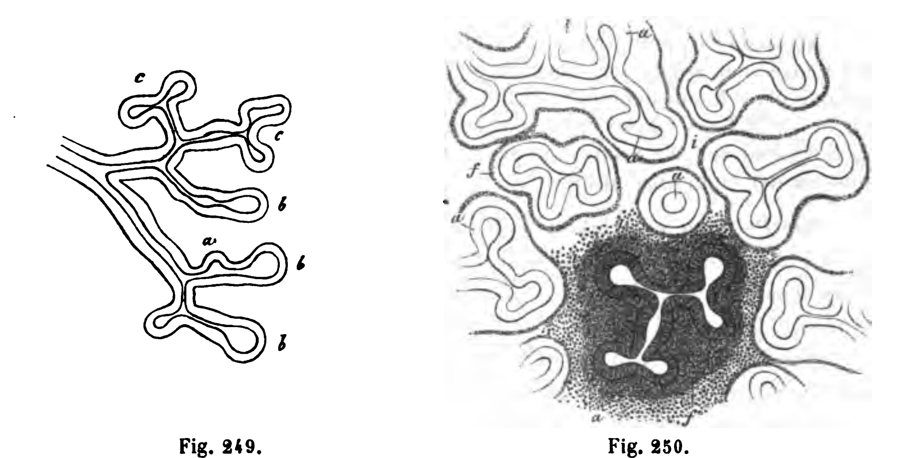


Fig. 249. Fig. 250.

Drüsenbläschen Knospen treibt, die nicht mehr (wie früher) voneinander sich trennen und zu neuen gestielten Bläschen werden, sondern alle miteinander verbunden bleiben und später wie in einen gemeinsamen Binnenraum einmünden. Diese Bildung der Luftzellen und kleinsten Läppchen, im sechsten Monate beginnend, kommt erst in den letzten Monaten der Schwangerschaft zu ihrer Vollendung, denn während die Luftzellen beim reifen Fötus kaum mehr betragen als im sechsten Monate (56—67 μ) und selbst in Lungen von Neugeborenen, die schon geatmet

Fig. 249. Endverzweigung eines Bronchialastes aus der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Fötus. Es ist nur das Epithelialrohr dargestellt und die Faserhülle weggelassen. *a* hohle Sprossen der feinsten Bronchialästchen; *b* primitive Drüsenbläschen an den Enden derselben; *c* sich teilende Drüsenbläschen. Vergr. 50.

Fig. 250. Ein Segment der Oberfläche der Lunge eines dreimonatlichen menschlichen Embryo, 50mal vergr. Die Epithelialröhren primitiver Drüsenbläschen *a* bilden an der Oberfläche zum Teil schon kleinere und größere Gruppen wie Läppchen, die von einer gemeinschaftlichen Faserhülle *f* umgeben werden, die jedochgegen das interstitielle Gewebe *i* nicht scharf abgesetzt ist.

haben, nur 68—135 μ messen, nehmen die Läppchen selbst sehr bedeutend an Größe zu, so dass die sekundären Läppchen, die bei sechsmonatlichen Embryonen nur 0,56—2,23 mm Durchmesser besitzen, bei Neugeborenen schon 4,5—9,0 mm und mehr betragen. Wie das Wachstum der Lunge nach der Geburt sich verhält, ist noch nicht untersucht, da jedoch die Lungenbläschen des Erwachsenen einen drei- bis viermal größeren Durchmesser besitzen als die des reifen Embryo, so darf wohl angenommen werden, dass in der nachembryonalen Zeit keine neuen Luftbläschen mehr entstehen, vielmehr die ganze Volumenzunahme des Organes bis zur vollen Ausbildung des Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachstumes der schon vorhandenen Elemente zu setzen ist.

Anmerkung. Die Annahme von CADIAT, dass bei der Entwickelung der Lunge auch solide Sprossen auftreten, finde ich nicht bestätigt. Eine Darstellung einer Kaninchenlunge mit den ersten Verästelungen der Luftwege habe ich in der Hallenser Festschrift vom Jahre 1879 gegeben. Ebenda findet sich auch ein Bild der von STIEDA und mir dicht außen am Epithel gefundenen Quermuskeln der embryonalen Lunge.

Pleura. Die *Pleura* entwickelt sich in derselben Weise wie das Bauchfell *in loco* und sind die beiden Pleurahöhlen da, bevor ihre seröse Auskleidung nachzuweisen ist. Über ihre Beziehungen zur großen primitiven Eingeweidekavität siehe S. 121 fg.

Kehlkopf. Der Kehlkopf wird beim Menschen am Ende der fünften und in der sechsten Woche deutlich als eine längliche Anschwellung am Anfange der Luftröhre, die vom Schlunde aus einen von zwei Wülsten begrenzten spaltenförmigen Eingang zeigt. Schon am Ende der sechsten Woche sah ich den Kehlkopf rundlich und verhältnismäßig stark vortretend, und zu beiden Seiten des Einganges waren nun auch zwei stärkere Aufwulstungen zu sehen, die Anlagen der *Cartilagines arytaenoideae*, während vor denselben eine schwache Querleiste die erste Anlage der *Epiglottis* darstellte. Nach REICHERT sollen die genannten Knorpel — ähnlich wie die Zunge an der Innenseite des ersten Kiemenbogens — als Wucherung innen am dritten Bogen entstehen, eine Ansicht, der ich mich für den Kehldeckel anschließe ebenso wie BORN, während HIS hier das Gebiet des vierten Bogens heranzieht. Was dagegen den Kehlkopf selbst mit allen seinen Teilen betrifft, so scheint es mir unmöglich zu bezweifeln, dass derselbe aus dem Anfange der *Trachea* hervorgeht und keine direkte Beziehung zu einem Kiemenbogen besitzt (HIS leitet die *Cart. thyreoidea* aus dem vierten Schlundbogen ab). — In der achten bis neunten Woche beginnt der Kehlkopf zu verknorpeln und seine vier Hauptknorpel deutlich zu zeigen, von denen auch die größeren uranfänglich aus je einem Stücke bestehen. Ringknorpel und Gießbecken-

knorpel sind übrigens in frühen Zeiten unverhältnismäßig dick, während der Schildknorpel erst später mehr sich ausbildet. Der Kehldeckel ist noch im dritten Monate eine einfache Querleiste und erhebt sich erst später langsam zu seiner ihm eigentümlichen Gestalt. Die Kehlkopfstaschen und Bänder im Innern des Kehlkopfes sah ich schon im vierten Monate. Zu einer gewissen Zeit verklebt bei Tieren die Kehlkopfshöhle durch Aneinanderlagerung der betreffenden Epithelschichten (ROTH), eine Angabe, von deren Richtigkeit sich zu überzeugen nicht schwer ist und die auch für den Menschen gilt.

Schilddrüse des Hühnchens.

Die Schilddrüse des Hühnchens stellt am dritten Tage eine einfache, in der sagittalen Medianebene gelegene, 0,12—0,17 mm große kreisrunde Ausbuchtung des Epithels der vorderen Schlundwand dar, die in der Teilungsstelle des *Bulbus aortae* in die zwei vordersten (zweiten) Aortenbogen in der Gegend des zweiten Kiemenbogens ihren Sitz hat und einen Überzug von der Faserhaut der Arterien erhält. Am vierten Tage schnürt sich diese Ausstülpung von der Schlundwand ab, worauf das blasige Organ solid wird und am fünften Tage in zwei solide kugelige Körper zerfällt, welche nach und nach immer mehr nach abwärts rücken und endlich ihre bleibende Stelle einnehmen. Jede Schilddrüse wandelt sich dann bis zum neunten Brüttage in ein Netz solider cylindrischer Stränge von 15—25 μ Dicke um, welche am zwölften Tage ein enges spaltförmiges *Lumen* und leichte Erweiterungen erkennen lassen, neben denen auch schon kugelige Follikel von 12—20 μ sich finden. Weiter nehmen dann diese Follikel an Menge zu und am 16. Tage bilden dieselben, 16—30 μ groß, die vorwiegenden Bestandteile des Organes, neben welchen jedoch immer noch spärliche cylindrische, in Abschnürung begriffene Epithelschläuche vorkommen.

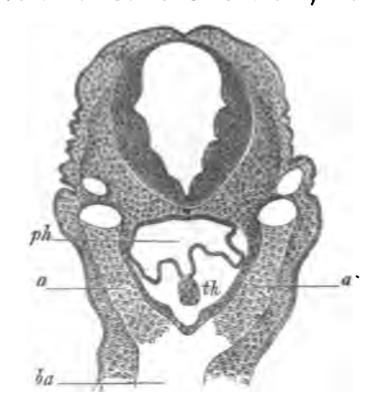


Fig. 251.

Schilddrüse der Säugetiere.

Auch bei den Säugetieren ist eine Ausbuchtung des Pharynxepithels in der Gegend der späteren Zungenwurzel vor dem Kehlkopfseingange bei der Bildung der Schilddrüse das Primäre, wogegen allerdings die Ausbuchtung nicht als solche zu einer Blase sich abschnürt, sondern in zweiter Linie durch Wucherung ihrer Elemente zu einem warzenförmigen

Fig. 251. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von 10 Tagen, 47mal vergr. *ba Bulbus aortae*; *a a* vorderster Aortenbogen; *ph* Schlund; *th* solide Thyreoideaanlage, am abgelösten Epithel der vorderen Schlundwand ansitzend. Außerdem sind sichtbar: *Chorda, Medulla oblongata, Vena jugularis.*

Vorsprunge sich umgestaltet (Fig. 251, 252) und dann erst vom Epithel sich löst. Eine Teilung dieser abgeschnürten Schilddrüsenanlage in zwei Stücke fehlt bei den Säugetieren ebenfalls, dagegen finden sich die Sprossenbildungen, die Umbildungen der Enden der Sprossen in hohle Blasen und deren Abschnürungen bei den Säugern genau in derselben Weise wie bei den Vögeln.

Schilddrüse des Menschen.

Die Schilddrüse des Menschen hat His bei einem Embryo von 4 mm als bereits abgeschnürtes einfaches Bläschen gesehen (Taf. VIII, Fig. 16) und bei einem solchen von 7,5 mm war dieselbe in zwei noch verbundene Bläschen zerfallen. Im zweiten Monate besteht die Drüse nach

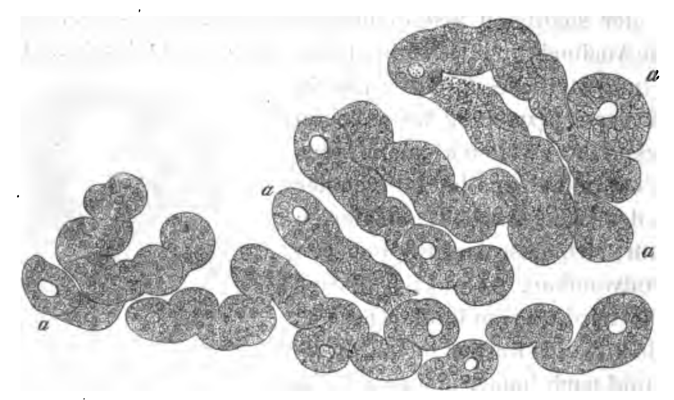


Fig. 252.

W. Müller aus einem schmalen Isthmus und dickeren seitlichen Lappen. W. Müller fand im zweiten Monate nur cylindrische Schläuche von 0,014 mm Durchmesser, wogegen von mir am Ende dieses Monates bereits Drüsenblasen gesehen wurden, neben denen wohl auch cylindrische Stränge dagewesen sein werden. Im dritten Monate fand ich die Drüse aus Bläschen von 0,036—0,11 mm gebildet und glaubte auch zu sehen, dass dieselben durch Treiben von rundlichen Sprossen und Abschnürung derselben sich vervielfältigen. W. Müller fand im fünften Monate, bei Neugeborenen und bei Kindern von drei Jahren neben Follikeln von 0,014—0,040 (fünfter Monat) und 0,015—0,15 mm (Neugeborene) auch cylindrische, netzförmig verbundene Schläuche von 14—24 μ Durchmesser, deren Anwesenheit ich für Embryonen des vierten und sechsten Monates bestätigen kann, mit dem Bemerken jedoch, dass ich von einer Vereinigung derselben nichts zu finden vermag. — Die *Thyreoidea*

Fig. 252. Querschnitt eines Seitenlappens der Schilddrüse eines Kaninchenembryo von 16 Tagen, 190mal vergr. *a* in Abschnürung begriffene Enden der Drüsenschläuche.

menschlicher und tierischer Embryonen ist ungemein gefäßreich und von rotbrauner Farbe.

Nach der Entdeckung von Born besitzen die Säuger außer der »oberen« Schilddrüse noch zwei untere Schilddrüsen, die aus der vierten Kiemenfurche hervorgehen und später mit dem unpaaren Organe verschmelzen. Diese wahrscheinlich schon von mir gesehenen Organe (Entw., 2. Aufl., S. 882 6) hat dann Stieda genauer verfolgt (Üb. d. Entw. der *Thymus*, *Thyreoidea* und *Gl. carotica*, 1881), doch irrte er darin, dass er dieselben allein für die Schilddrüse hielt.

Thymus.

Die *Thymus* ist nach meinen Beobachtungen am Kaninchen ein epitheliales Organ und geht, wie ich mit Born finde, aus der dritten inneren Schlundfurche hervor, indem dieselbe verwächst und zu einem länglichen, schmalen, dickwandigen Säckchen oder Schlauche sich umgestaltet, der im Querschnitte die in Fig. 253 dargestellten Verhältnisse zeigt und neben einem engen Lumen von 8—12 μ eine 40—45 μ dicke Wand besitzt, die scheinbar von mehreren Reihen vorwiegend länglicher, epithelartiger Zellen gebildet wird. In weiterer Entwickelung treibt der einfache Thymusschlauch an seinem unteren Ende Sprossen und nimmt hier allmählich die Form einer einfachen traubenförmigen, mit zahlreichen großen Drüsenbläschen besetzten Drüse an, während das obere Ende einfach bleibt (Fig. 254). Eigentümlich ist jetzt schon, dass die Drüsenbläschen alle solid sind, während der sie tragende Gang im Innern noch den ursprünglichen Thymuskanal enthält. Zwischen dem 20. und 23. Tage vollzieht sich nun die Hauptumgestaltung des Organes dadurch, dass die Zellen desselben immer kleiner und unscheinbarer werden, bis sie endlich, nachdem auch ihre Grenzen, die früher schon nie besonders deutlich waren, ganz sich verwischt haben, wie Ansammlungen kleiner rundlicher Kerne mit wenig Zwischensubstanz erscheinen und das Organ seinen epithelialen Charakter verloren und den bekannten der Thymussubstanz angenommen hat. Mit dieser Umgestaltung geht eine andere von fundamentaler Wichtigkeit Hand in Hand, nämlich das Einwachsen von Gefäßen und Bindesub-

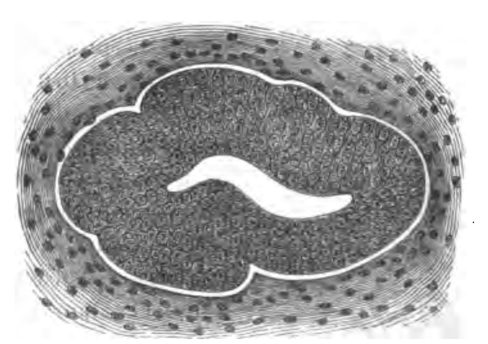


Fig. 253.

Fig. 253. Querschnitt durch einen Teil der *Thymus* eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 315mal.

stanz in die dicken Wandungen des Organes. Dasselbe beginnt gleichzeitig mit der Umwandlung der Zellen der Wand und erscheinen zuerst schmale Gefäßsprossen zwischen den Drüsenblasen oder Körnern, welche von einer äußeren gefäßhaltigen, aber von dem umliegenden Gewebe nicht scharf differenzierten Hülle abgehen. Wie dieselben in die Drüsensubstanz hineinwachsen, lässt sich nicht nachweisen, aber wo früher nichts von Gefäßen zu sehen war, findet man solche in einem gewissen Stadium in reichlicher Menge, und ist der Schluss nicht abzuweisen, dass dieselben von außen in die umgewandelte epitheliale Wand sich hineingebildet haben. An solchen Drüsen unterscheidet man nun auch deutlich eine dichtere, in Karmin dunkler sich färbende Rindenlage und eine innere helle Markmasse, in der nun keine Höhle mehr enthalten ist, welcher Unterschied in der verschiedenen Menge der Kerne (Zellen?) und vielleicht auch der Gefäße begründet ist. Ganz denselben Bau wie die *Thymus* älterer Kaninchenembryonen besitzt auch die *Thymus* des menschlichen Embryo vom zweiten Monate an aufwärts bis zur Geburt, und bezweifle ich nicht, dass dieselbe ganz ebenso sich entwickelt. In der That stehen auch die bisherigen Erfahrungen über die erste Entwickelung der *Thymus* beim Menschen und bei Tieren dem nicht entgegen, was ich bei Kaninchen gefunden.



Fig. 254.

Weitere Entwickelung der Thymus.

In betreff der weiteren Entwickelung der *Thymus* der Säugetiere mit Bezug auf die äußere Gestaltung bemerke ich noch folgendes. Von dem primitiven Thymusschlauche aus bilden sich seitliche Wucherungen, welche, anfangs einfach, bald zu ganzen Gruppen von Knospen sich umbilden, die den Kanal in seiner ganzen Länge besetzen und die ersten Andeutungen der großen Thymusläppchen darstellen. So findet man noch bei 5,6—7,0 mm langen Rindsembryonen alle Stadien der Entwickelung an der großen, leicht darstellbaren, weißen und vom Kieferwinkel bis zum Herzen verlaufenden *Thymus*, indem selbst um diese Zeit die in der Höhe des Kehlkopfes liegende schmale Stelle des Organes aus nichts als aus dem gewucherten primitiven Thymusschlauche besteht, an dem

Fig. 254. *Thymus* eines Kaninchenembryo von 16 Tagen, vergr. *a* Thymuskanal; *b* oberes, *c* unteres Ende des Organes.

dann nach auf- und abwärts alle Stadien der Sprossenbildung leicht nachzuweisen sind.

Weiter werden dann die Sprossen immer zahlreicher und verwickelter, bis am Ende die Drüsenläppchen des Organes aus ihnen hervorgehen, wie dies schon vor Jahren J. SIMON zutreffend geschildert hat. In betreff der Höhlungen der älteren *Thymus* von Tieren, so bin ich der Ansicht, dass dieselben nicht aus der primitiven Thymushöhle hervorgehen, sondern nur durch Erweichung der Marksubstanz entstehen.

Was den Menschen anlangt, so habe ich die *Thymus* in der siebenten Woche im unteren Teile schon gelappt, im oberen, am Halse bis zur *Thyreoidea* hin gelegenen Abschnitte einfach gefunden. Bei einem Embryo von zehn Wochen waren beide Thymus zusammen im unteren Teile dreieckig, 1,98 mm lang, 2,4 mm breit und gingen nach oben in zwei 1,44 mm lange, 0,36 mm, am Ende nur 0,09—0,045 mm breite Hörner aus. Diese Hörner bestanden jedes wesentlich aus einem einfachen, mit Zellen gefüllten Cylinder mit einer zarten, scheinbar strukturlosen Hülle von 2 μ und einer stärkeren Bindegewebsschicht, doch war ihr oberes und unteres Ende nicht ganz gleich, indem ersteres nur leicht gewunden und zum Teil an den Rändern etwas buchtig war, während das andere stark buchtig und mit vereinzelten oder haufenweise beisammenstehenden Auswüchsen von 45—68 μ besetzt erschien, die zum Teil schon wie eine innere Höhlung zeigten. Der dickere Brustteil des Organes war mit Läppchen von 0,18—0,22 mm versehen, an denen wiederum einfachere Drüsenkörner sassen. In der zwölften Woche war die *Thymus* nicht viel größer, aber auch an den Hörnern mit Läppchen von 0,27—0,54 mm besetzt.

Über die späteren Entwickelungsverhältnisse der *Thymus* zu reden ist hier nicht der Ort und verweise ich in dieser Beziehung auf die Handbücher der Anatomie und Gewebelehre.

So eigentümlich nach dem hier Mitgeteilten die Entwickelung der *Thymus* auch ist, so lässt sich dieselbe doch mit andern Organen in Parallele bringen. Vor nicht langer Zeit hätte man kaum die Annahme machen dürfen, dass ein aus dem äußeren oder inneren Keimblatte hervorgehendes Organ später in eine Art gefäßhaltige Bindesubstanz sich umwandelt. Nachdem nun aber die merkwürdigen Umbildungen gewisser Teile des Medullarrohres bekannt geworden sind, wie sie in der Zirbel, dem kleinen Lappen der *Hypophysis* und dem primitiven hohlen *Opticus* namentlich vor sich gehen, kann auch das, was ich bei der Umbildung einer Kiemenfurche in die *Thymus* gefunden habe, nicht mehr allzusehr auffallen. Immerhin muss hervorgehoben werden, dass vom Darmdrüsenblatte ähnliche Umbildungen sonst nicht bekannt sind und

dass es sich bei der Thymus doch um ein Organ von einer gewissen funktionellen Bedeutung handelt, was bei der Zirbel und dem Hirnanhange nicht der Fall ist.

§ 46.

Leber, Pankreas, Milz.

Leber.

Die Leber ist beim Säugetierembryo und beim Menschen das drüsige Organ, welches nach den Wolffschen Körpern mit der Lunge zuerst entsteht, und fällt ihr Auftreten beim Menschen in die dritte Woche. Beim Hühnchen zeigt sich die Leberanlage in der ersten Hälfte des dritten Tages, später als der Urnierengang, aber eher früher als die ersten Drüsenkanälchen der Urniere, und zwar darf es als ausgemacht betrachtet werden, dass die Leber uranfänglich in Form von zwei Blindsäcken, den primitiven Lebergängen von Remak, auftritt, die unmittelbar hinter der Anlage des Magens aus der ventralen Wand des *Duodenum* hervorsprossen, in die Lücke (Halshöhle, Parietalhöhle des Kopfes) hineinragen, die das Herz enthält, und wie die Lungenanlagen aus beiden den Darm zusammensetzenden Häuten bestehen. Diese Blindsäcke, von denen der eine längere vorn und links parallel dem Vorderdarme, der andere mehr nach hinten und rechts liegt, umfassen bald den Stamm der *Vena omphalo-mesenterica* und bilden dann durch fortgesetzte Sprossenbildung und Wucherung ihrer beiden Lagen ein kompaktes Organ, in das sofort Äste der genannten Vene sich hineinbilden.

Leber des Hühnchens.

Leber der Säuger.

Beim Menschen hat His bei einem Embryo von 3 mm die Leber in einem sehr frühen Stadium gesehen (s. His' und Braunes Arch., 1881, Taf. XI, Fig. 7, 8), in welchem dieselbe nur aus einem kurzen einfachen Lebergange bestand, der kurz vor der Einmündung des Darmes in den Dottersack aus der Vorderwand des Darmes sich erhob und von Haufen epithelialer Zellen umgeben war, die vielleicht schon Leberparenchym darstellten. Bei einem Embryo von 5 mm war die Leber schon als gut begrenztes Organ vorhanden.

Die Säugetiere betreffend, hat Bischoff bei Hundeembryonen die Leber zweimal in einem Stadium gesehen, in welchem dieselbe eine kleine doppelte Ausbuchtung der Wandungen des *Duodenum* darstellte. Etwas abweichend hiervon habe ich bei Kaninchenembryonen am zehnten Tage nur einen primitiven Lebergang und zwar den linken gefunden, zu dem dann einen Tag später noch ein rechter Gang sich gesellte (Fig. 255).

Beide Gänge waren von Fortsetzungen des Duodenalepithels ausge-

kleidet und besaßen als äußere Umhüllung einen dicken wulstförmigen Teil der äußeren Darmhaut oder der Darmfaserplatte, der im Quer-

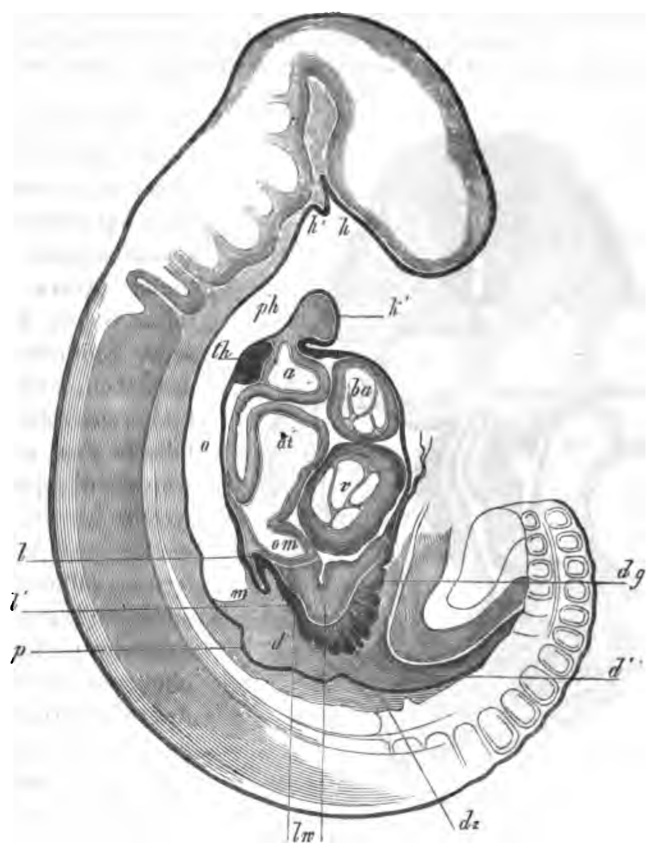


Fig. 255.

schnitte Fig. 256 besonders deutlich zu erkennen ist und den ich Leberwulst nannte (Vorleber, His).

Fig. 255. Sagittaler Medianschnitt durch einen Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 27,8mal. *k'* erster Kiemenbogen (Unterkiefer); *h* Hypophysistasche; *h'* Nebentasche von Seessel; *ph Pharynx; th* Anlage der Schilddrüse; *o Oesophagus*, von der durch den Schnitt nicht getroffenen Lungenanlage noch nicht getrennt; *m* Magen; *l* linker Lebergang; *l'* Anlage des rechten Leberganges; *d Duodenum; p* Pankreasanlage; *dz* Zotten des Dotterganges; *dg* Dottergang; *d'* Darm, hinterer Teil; *lw* Verdickung der Darmfaserplatte in der Lebergegend oder Leberwulst; *vom Vena omphalo-mesenterica; v* Herzkammer; *at Atrium; ba Bulbus aortae; a* Teilungsstelle derselben.

Anmerkung. Die Bildung des Leberganges wird gewöhnlich auf eine Wucherung der Darmwand zurückgeführt. Besser wäre es, sie in erster Linie von einer Wucherung und Abschnürung herzuleiten, da, wie His mit Recht bemerkt, der Lebergang bei seinem ersten Auftreten nur eine doppelte Ausbuchtung des an die Darmrinne angrenzenden Teiles des Dottersackes ist (l. c., Taf. XI). Ist der Gang gebildet, so wuchert derselbe wie andere Drüsengänge weiter.

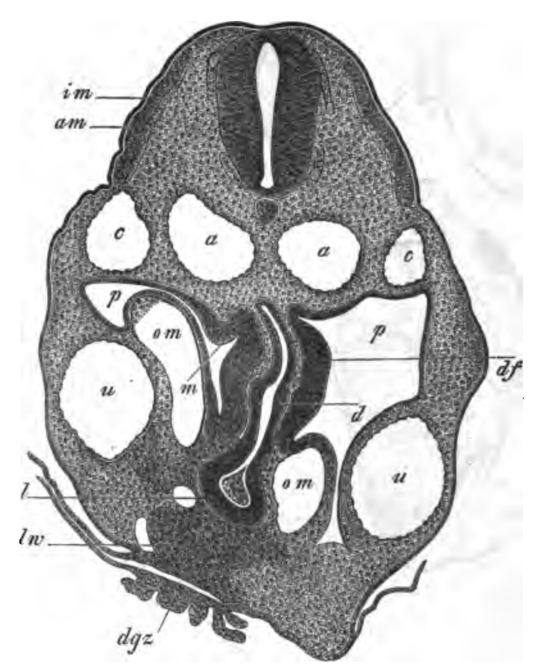


Fig. 236.

Gleichzeitig mit der Bildung des rechten Leberganges erscheinen beim Kaninchen auch die ersten soliden Lebercylinder (Remak) an dem linken Gange, d. h. kurze solide Epithelialsprossen desselben, und zugleich bilden sich zahlreiche Gefäße in dem größer gewordenen Leberwulste, welche ich als Sprossen der *Venae omphalo-mesentericae* auffasse. Schon am elften Tage glaube ich auch die Gallenblase als eine ganz kleine Sprosse des rechten Gallenganges gesehen zu haben. Am elften Tage gestaltet sich die Leber rasch weiter um und entwickelt zwei Lappen, die zusammen bogenförmig den Darm umfassen und mit scharfen Kanten gegen die Wirbelsäule gerichtet sind. In dem größeren rechten Lappen wird die Mitte von einer mächtigen Vene eingenommen, die unzweifelhaft die *Omphalo-mesenterica* ist, während der linke Lappen ein viel kleineres Gefäß enthält, das beim Kaninchen, bei dem die zwei Dottersackvenen viel länger sich erhalten, vielleicht als linke *Omphalo-mesenterica* gedeutet werden darf. Leber-

Fig. 236. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchens von 10 Tagen, in der Gegend der Leber und der vorderen Darmpforte, 57mal vergr. *a* Aorta; *c Vena cardinalis; u Venae umbilicales; om Venae omphalo-mesentericae; p* Bauchhöhle; *d Duodenum; l* Leberanlage; *lw* Leberwulst; *dgz* Dottergangzotten; *am* äußere, *im* innere Muskelplatte; *df* Darmfaserplatte am *Duodenum* sehr dick und zwischen ihr und dem Epithel die in Bildung begriffene *Mucosa; m* Vorsprung der Darmfaserplatte, der vielleicht erste Milzanlage ist.

cylinder sind nun in der ganzen, wenn auch an *Parenchym* noch armen Leber vorhanden und hängen dieselben auch netzförmig zusammen.

Am zwölften Tage hat die Abgangsstelle der beiden primitiven Lebergänge zu einem längeren Kanale von 85 μ Breite sich ausgezogen, der die Gallenblase abgibt und netzförmig anastomosierende Lebercylinder entsendet. Am vierzehnten Tage zeigt der jetzt schon lange *Choledochus* nahe am *Duodènum* eine spindelförmige Erweiterung, und sind seine Verbindung mit dem *Cysticus* und sein Übergang in einen bald sich teilenden *Hepaticus* sehr deutlich, ebenso wie die Verbindung der *Hepatici* mit den allem Anschein nach soliden Lebercylindern, welche alle aus mehrfachen Zellenreihen (meist zwei bis vier) bestehen.

Leber des Menschen in späteren Zeiten. Ich kehre nun wieder zur menschlichen Leber zurück, um dann zuletzt die Bildungsgesetze des Organes zu erörtern. Lage, frühes Auftreten und Blutreichtum finden sich beim Menschen wie bei Tieren, und dürfen wir wohl annehmen, dass dieses Organ im wesentlichen ebenso sich entwickelt wie beim Kaninchen.

Schon in der vierten Woche zeigt die Leber des Menschen die Größe, die in Fig. 257 dargestellt ist, und was ihre Lage in dem natürlich gekrümmten Embryo betrifft, so kann dieselbe aus Fig. 118 S. 146 entnommen werden, in der die Leber über dem Nabelstrange und unter dem Herzen durchschimmert. Während des zweiten Monates wächst nun die Leber rasch zu einem kolossalen Organe heran, das am Ende dieses und im dritten Monate, aus welchem Fig. 258 dasselbe zeigt, fast die ganze Unterleibshöhle ausfüllt und mit seinen unteren Enden die *Regiones hypogastricae* erreicht, so dass nur ein kleiner Raum hinter ihm und in dem Einschnitte zwischen seinen beiden Lappen frei bleibt, in welchem letzteren Dünndarmschlingen und um diese Zeit auch der *Processus vermicularis* mit dem *Coecum* wahrgenommen werden. Diese ungemeine Größe ist nun auch für die ganze spätere Periode des Embryonallebens charakteristisch, immerhin ist zu bemerken, dass die Leber allerdings in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft nach und nach etwas zurückbleibt, d. h. nicht in demselben Verhältnisse wächst wie die übrigen Teile, was namentlich vom linken Lappen gilt, der nun allmählich kleiner wird als der rechte. Nichtsdestoweniger ist die Leber noch am Ende der Schwangerschaft relativ viel größer als beim Erwachsenen (s. S. 154).

Innere Verhältnisse der sich entwickelnden Leber. Die feineren Verhältnisse anlangend, so ist die Entwickelung der Leber äußerst merkwürdig, und zeigt keine andere Drüse vollkommen Gleiches. Die zweigelappte kompakte Anlage der eigentlichen Leber entsteht aus den zwei beschriebenen Lebergängen durch zwei besondere Wachstumsphänomene, die man wohl auseinander zu halten hat. Das

eine beruht auf einer Wucherung der die primitiven Lebergänge umhüllenden Faserschicht, die die Fortsetzung der Faserlage des Darmes ist. Infolge dieser Wucherung vereinen sich beim Hühnchen die beiden primitiven Lebergänge über dem Stamme der *Vena omphalo-mesenterica* und wird aus denselben, gleichzeitig mit der Bildung zahlreicher, von der genannten Vene aus sich entwickelnder Blutgefäße, ein mächtiges zweilappiges Organ gebildet, dessen äußere Gestalt dem Verhalten der inneren Drüsenelemente auch nicht von fern entspricht. Während nämlich die Faserschicht der Lebergänge in besagter Weise die äußere Form des Organes bedingt, entwickeln sich von dem Epithel der primitiven Lebergänge aus aus Zellen bestehende Sprossen in die Faserschicht hinein, die Lebercylinder von Remak, welche, nach Art der Anlagen traubenförmiger Drüsen weiterwuchernd, sich verästeln und zugleich — und dies ist der Leber eigentümlich — auch durch Anastomosen sich verbinden, in der Art, dass auch die Sprossen der beiden Lebergänge unmittelbar in Verbindung treten. Ist dieser Vorgang zu einiger Entwickelung gediehen, so findet man dann im Innern der beiden Leber-



Fig. 257.



Fig. 258.

Fig. 257. Menschlicher Embryo von 25—28 Tagen nach Coste, gestreckt und von vorn dargestellt nach Entfernung der vorderen Brust- und Bauchwand und eines Teiles des Darmes. *n* Auge; 3 Nasenöffnung; 4 Oberkieferfortsatz; 5 vereinigte Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens oder primitiver Unterkiefer; 6 zweiter, 6″ dritter Kiemenbogen; *b Bulbus aortae; o, o′* Herzohren; *v, v* rechte und linke Kammer; *u Vena umbilicalis; f* Leber; *e* Darm; *a′ Arteria omphalo-mesenterica; j′ Vena omphalo-mesenterica; m* Wolffsche Körper; *t* Blastem der Geschlechtsdrüse; *z Mesenterium; r* Enddarm; *n Arteria;* 7 Mastdarmöffnung oder Öffnung der Kloake; 8 Schwanz; 9 vordere, 9′ hintere Extremität.

Fig. 258. Brust- und Baucheingeweide eines zwölf Wochen alten Embryo in natürlicher Größe. *v Coecum* mit dem *Proc. vermicularis*, dicht an der Leber und fast in der Mittellinie gelegen.

lappen ein schon ziemlich entwickeltes Netzwerk von Lebercylindern, von denen eine gewisse Zahl mit den gleichfalls leicht ästig gewordenen Epithelialschläuchen der ursprünglichen Lebergänge zusammenhängt, während das Ganze von der Faserschicht umhüllt und durchzogen wird, welche im Innern als Trägerin der reichlichen Blutgefäße dient, die alle Lücken zwischen dem Netzwerk der Cylinder erfüllen. Beim Hühnchen hat die Leber am Ende des fünften und am sechsten Tage den hier geschilderten Bau und sind um diese Zeit alle ursprünglich dagewesenen freien Enden von Lebercylindern verschwunden, mit andern Worten, in der Netzbildung derselben aufgegangen, und wesentlich dieselben Verhältnisse finden sich auch bei Säugetieren und beim Menschen.

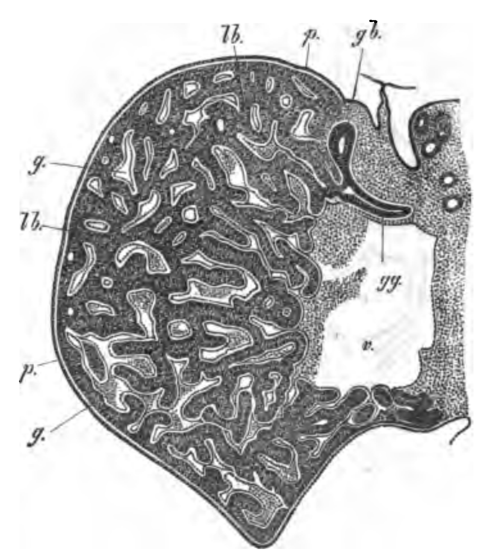


Fig. 259.

Die weitere Entwickelung der Leber ist im ganzen noch wenig verfolgt. Immerhin kann ein wichtiger Satz als vollkommen gesichert hingestellt werden, nämlich der, dass die Leberzellen des Erwachsenen Abkömmlinge der Zellen der primitiven Lebercylinder und somit auch derjenigen des Darmdrüsenblattes des Embryo sind. Mit dieser Erkenntnis tritt die Leber, so eigentümlich auch sonst ihr Bau sein mag, doch auf jeden Fall in die Reihe der übrigen Darm- und Hautdrüsen ein, deren Drüsenzellen auch samt und sonders auf die innere und äußere epitheliale Bekleidung des Embryo zurückzuführen sind. In betreff des Näheren der Umwandlung der primitiven Netze der Lebercylinder in die späteren anastomosierenden Leberzellenbalken bemerke ich hier, auf meine Entwickelungsgeschichte 2. Auflage verweisend, folgendes. Die primitiven Lebercylinder, die wie Toldt und Zuckerkandl mit Recht angegeben, immer aus mehreren Zellenreihen bestehen und enge *Lumina* enthalten, welche letzteren ich für gewisse Cylinder des Hühnchens be-

Fig. 259. Querschnitt durch die Leber eines Hühnchens von fünf Tagen, circa 37mal vergrößert. *gg* Gallengang; *gb* Gallenblase; *p* Bauchfellüberzug der Leber; *lb* Lebercylinder; *g* Gefäße; *v* Vene.

stätigen kann, erhalten sich während der ganzen Fötalzeit und sind selbst in der nachembryonalen Periode noch lange (beim Menschen bis zum fünften Jahre, T. und Z.) anzutreffen. In dieser Zeit vermehrt sich das Netz derselben offenbar wie bei ihrer ersten Entstehung durch fortgesetzte Sprossenbildungen, deren genauere Verhältnisse übrigens noch zu ermitteln sind. Schließlich gehen alle Cylinder in die einfachen späteren Leberzellenbalken über, wobei man an eine Dehnung derselben und Richtung ihrer Zellen (T. und Z.) und an eine Spaltung der Cylinder (ich) denken kann. Auch könnten später einfache Zellenreihen als Sprossen der mehrreihigen Cylinder entstehen. Gleichzeitig mit allen diesen Veränderungen würden dann natürlich auch die Gefäße energisch mitwuchern und von den ersten hohlen Lebergängen aus die angrenzenden Lebercylinder Schritt für Schritt sich aushöhlen oder ausweiten und die Gallengänge bilden.

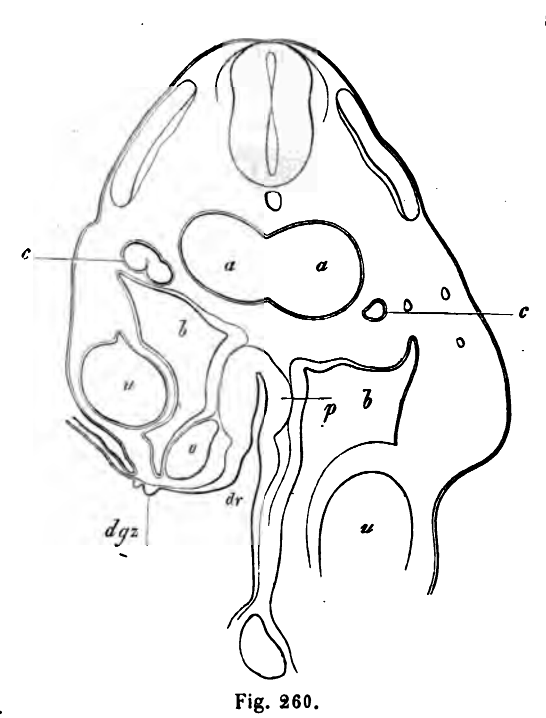


Fig. 260.

Gallengänge.

Da ursprünglich alle Lebercylinder anastomosieren, beim Erwachsenen dagegen außer an gewissen Orten, wie in der *Porta hepatis*, wo der *Ductus hepaticus dexter et sinister* die bekannten feinen Anastomosen bilden, bei den *Vasa aberrantia* und den *Ductus interlobulares*, Anastomosen der Gallengänge nicht vorkommen, so bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass später ein Teil der Lebercylinder im Bereiche der sich bildenden Gallengänge nicht weiter sich entwickelt und

Fig. 260. Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchenembryo von 10 Tagen, drei Schnitte weiter hinten als Fig. 256. Vergr. 52mal. *aa* verschmolzene Aorten; *cc Venae cardinales*; *uu Venae umbilicales*; *oo Venae omphalo-mesentericae*; *dr* Darmrinne; *dgz* letzter Rest der Dottergangszotten; *p* Pankreasanlage, den ganzen dicken hinteren Teil des *Duodenum* umfassend, etwas nach links gerichtet; *b* Bauchhöhle. Die Wolffschen Gänge sind in diesem Schnitte schon da, wurden aber nicht eingezeichnet.

schließlich durch Resorption verloren geht. — Dass die primitiven Lebergänge die *Ductus hepatici* sind, ist aus der bisherigen Schilderung wohl schon klar geworden, und vom *Ductus choledochus* haben wir gesehen, dass derselbe durch ein sekundäres Hervorwuchern der Ausgangsstelle der beiden primitiven Gänge sich entwickelt. Die Gallenblase ist beim Menschen schon im zweiten Monate vorhanden. Sie überragt beim Fötus nie den scharfen Rand der Leber und zeigt die Falten ihrer Schleimhaut schon im fünften Monate.

Gallenblase.

Zum Schlusse erwähne ich nun noch, dass die Leber des Fötus offenbar ein physiologisch sehr wichtiges Organ ist, wie vor allem die große Menge Blutes beweist, welche dieselbe durchfließt. Es ist jedoch ihre Bedeutung weniger darin zu suchen, dass sie Galle sezerniert, als darin, dass das Blut in ihr besondere chemische und morphologische Umwandlungen erleidet. Der letztere Punkt wird bei der Lehre vom Blute noch weiter zur Besprechung kommen, und erwähne ich daher nur noch, dass die Gallensekretion zwar schon im dritten Monate auftritt, aber während der ganzen Fötalperiode nie eine größere Intensität erreicht. Im dritten bis fünften Monate findet sich eine gallenähnliche Materie im Dünndarme, in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft trifft man dieselbe auch im Dickdarme und zuletzt auch im Mastdarme und nennt man den grünlich braunen oder braunschwarzen Darminhalt dieser Zeit, der aus verschlucktem *Liquor Amnii* mit Wollharen, Epidermisschüppchen und Hauttalg, dann aus Galle, Schleim, abgelösten Epithelien und Cholestearinkrystallen besteht, *Meconium* oder Kindspech. Die Gallenblase zeigt bis zum fünften oder sechsten Monate nur etwas Schleim als Inhalt, von da an meist hellgelbe Galle.

Physiologische Bedeutung der Leber beim Fötus.

Meconium.

Das *Pankreas* entwickelt sich beim Kaninchen als eine Ausbuchtung des Epithels der dorsalen Wand des *Duodenum* (Fig. 260) und wuchert, da der Darm hier keine Bekleidung von der Darmfaserplatte besitzt, als ein epitheliales Rohr in die vor der Aorta gelegenen Mesodermschichten hinein, die man als Mesenterium des *Duodenum* bezeichnen kann. Die erste hohle Anlage des Organes treibt wie bei den Lungen hohle blasenförmige Sprossen, von welchen aus dann die ganze Drüse durch wiederholte Bildung von hohlen Sprossen sich entwickelt, um welche zugleich eine bindegewebige Hülle mit Gefäßen aus dem Blasteme des *Mesenterium* sich ausbildet. — Beim Hühnchen entwickelt sich das *Pankreas* mit soliden Sprossen.

Pankreas.

In betreff des *Pankreas* des Menschen ist nur folgendes bekannt: Bei einem vier Wochen alten Embryo beschrieb ich schon vor Jahren im *Pankreas* einen einfachen weiten und hohlen Ausführungsgang, der an seinen Seiten und am verschmälerten Ende mit einigen (ich zählte sie-

ben) geschlängelten Nebengängen versehen war, von denen jeder in seinem schmäleren Anfangsteile schon ein *Lumen* besass, dagegen am Ende in eine solide, rundlich-birnförmige Knospe ausging. Am Ende des zweiten Monates fand ich die Drüse in ihren Hauptabteilungen vollkommen angelegt und nach neuen Beobachtungen bereits mit hohlen Drüsenbläschen versehen. Über die Entstehung des *Ductus pancreaticus minor* ist nichts bekannt.

Im dritten und vierten Monate mündet nach Meckel der *Wirsungianus* oben und links in die *Pars descendens Duodeni*, der *Choledochus* unten und rechts, im fünften Monate dagegen liegen beide Gänge nebeneinander.

Milz.

Die Milz bietet mit Bezug auf ihre Entwickelung nur geringes Interesse dar. Dieselbe bildet sich beim Menschen im ersten Monate, nach His bei Embryonen von 7 mm, im Magengekröse dicht am Magen aus einem Blasteme, das dem mittleren Keimblatte, genauer bezeichnet, den Mittelplatten angehört, und wächst, verglichen mit der Leber, nur langsam hervor, sodass sie in der achten Woche 0,62 : 0,31 mm und im dritten Monate nur etwa 1,7 mm Länge und weniger denn 1,13 mm in der Breite misst. Anfangs nur aus kleinen Zellen bestehend, entwickeln sich im dritten Monate Gefäße und Fasern in dem Organe und wird dasselbe bald sehr blutreich. Dagegen treten die Malpighischen Körperchen erst am Ende der Fötalperiode auf, ohne dass bis jetzt über die erste Zeit ihres Erscheinens und ihre Entwickelung, die übrigens kaum etwas Besonderes darbieten wird, Genaueres bekannt wäre.

VII. Entwickelung des Gefäfssystemes.

§ 47.

Entwickelung des Herzens.

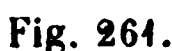
Wir haben in den früheren Paragraphen schon zu wiederholten Malen Gelegenheit gehabt, die erste Entwickelung des Herzens, des Gefäßsystemes und des Blutes zu besprechen, und erübrigt nur noch, die weitere und letzte Ausbildung der einzelnen Teile dieses Systemes zu schildern.

Erste Umbildungen des Herzens.

Was das Herz anlangt, so nehmen wir dasselbe in dem Stadium auf, in dem es einen vor dem Vorderdarme in der Parietalhöhle des Halses oder der Halshöhle gelegenen geraden Schlauch darstellt, der aus seinem vorderen Ende zwei *Arcus aortae* entsendet, während auf der

andern Seite zwei *Venae omphalo-mesentericae* aus dem Fruchthofe in denselben eintreten. In diesem Stadium ist das Herz beim Menschen noch nicht gesehen, wohl aber auf dem nächstfolgenden, wo es S-förmig sich zu krümmen beginnt, in welchem COSTE dasselbe bei einem 15 bis 18 Tage alten Embryo und HIS bei einem Embryo von 2,6 mm antraf (Fig. 116). Ist diese Krümmung mehr ausgebildet (Fig. 261), so erkennt




Fig. 261.

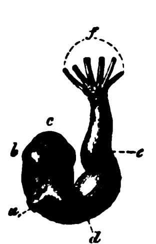


Fig. 262.

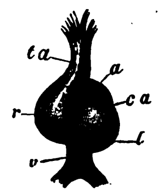


Fig. 263.

man zwei Hauptbiegungen, eine der arteriellen Seite, vorn und rechts unterhalb des Ursprunges der Aorta, und eine des venösen Abschnittes, hinten und links über der Einmündungsstelle der Venen. Außerdem findet sich anfangs auch eine starke Biegung am Ursprunge der Aorta,

Fig. 261. Vorderer Teil eines Hühnerembryo von 4,55 mm Länge von unten. *H* Herz; *Aa Arcus aortae; Hhl* Halshöhle; *Vd* vordere Darmpforte; *Uw* Urwirbel; *Abl* Augenblasen; *Vh* Vorderhirn; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte, welche Falte übrigens bis zur Mittellinie sich erstreckt.

Fig. 262. Herz eines Kaninchenembryo, vergrößert, nach BISCHOFF, von hinten. *a Venae omphalo-mesentericae; d* rechte Kammer; *e Bulbus aortae; f* sechs Aortenbogen; *c* Vorhof; *b Auriculae.*

Fig. 263. Das Herz der Fig. 262 von vorn, nach BISCHOFF. *ta Truncus arteriosus; ca* Ohrkanal; *l* linke Kammer; *r* rechte Kammer; *a* Vorhof; *v* Venensinus.

die in Fig. 262 sehr stark ausgeprägt ist, später aber immer mehr verschwindet. Im weiteren Verlaufe krümmt sich nun das Herz so zusammen, wie Fig. 262 und 263 nach Bischoff von einem Kaninchenembryo zeigen, und zugleich entwickeln sich auch besondere Ausbuchtungen und eingeschnürte Stellen. Die Krümmung anlangend, so biegt sich der Herzkanal so, dass die venöse Krümmung in die Höhe steigt, von links nach rechts gegen die Aorta rückt und selbst etwas hinter dieselbe zu liegen kommt, was dann auch die Folge hat, dass die Einmündungsstelle der Venen ihre Lage an der dorsalen Seite der arteriellen Krümmung einnimmt, so dass das Herz im ganzen in verschiedenen Ebenen liegt, wie dies auch Fig. 263 einigermaßen versinnlicht. Von den anderweitigen Veränderungen sind die bemerkenswertesten das Auftreten von zwei leichten seitlichen Ausbuchtungen (Fig. 262) an der venösen Krümmung und der Zerfall der arteriellen Krümmung in der Längsrichtung in zwei besondere Abschnitte, so dass nun das ganze Herz aus folgenden Teilen besteht. Dicht über einem kurzen Venenstamme, der die beiden *Venae omphalo-mesentericae* (*a*) aufnimmt, erscheinen die beiden Ausbuchtungen (*b*), welche die Gegend der späteren Vorkammern bezeichnen, aber nicht die Atrien, sondern wesentlich nur die *Auriculae* darstellen. Durch eine leichte Einschnürung, den *Canalis auricularis* oder den Ohrkanal der älteren Embryologen (Fig. 263 *ca*), von dem Vorhofe getrennt, folgen dann die beiden Auftreibungen (*l* und *r*) mit einer Zwischenfurche, die linke und rechte Kammer und zwischen denselben der *Sulcus interventricularis*. Zwischen der rechten Kammer und dem Aortenstamme (*ta*), der gewöhnlich als Aortenzwiebel, *Bulbus aortae* oder *Truncus arteriosus* bezeichnet wird, haben die älteren Forscher auch eine verengte Stelle unter dem Namen *Fretum Halleri* beschrieben, es ist jedoch zu bemerken, dass diese Einschnürung, die in Fig. 262 in der Ansicht von hinten zu sehen ist, wenn beständig, doch sicherlich bei Säugetierembryonen bald vergeht.

Auriculae.

Canalis auricularis.

Während Fig. 262 und 263 nur sehr wenig an die gewöhnliche Herzform erinnern, führt das nächstfolgende Stadium, das Fig. 264 und 265 wiedergeben, gleich in ein bekanntes Gebiet. Und doch ist das Herz auch auf dieser Stufe, wie eine genauere Betrachtung auf den ersten Blick lehrt, noch sehr eigentümlich, indem dasselbe immer noch eine einzige Arterie aus der rechten Kammer entsendet und nur eine Vene aufnimmt, auch im Innern ohne alle Andeutung von Scheidewänden ist, ganz abgesehen von den äußeren Formabweichungen, die ohne weitere Hinweisung deutlich sind. Die Art und Weise, wie diese Herzform aus der nächstvorigen entsteht, ist einfach die, dass das Venenende noch mehr hinter die Aorta tritt, bis dasselbe endlich genau hinter

ihr seine Lage hat, so dass dann bei einer weiteren Vergrößerung der Herzohren dieselben rechts und links von der Aorta zum Vorschein kommen und wie die beiden Vorhöfe darstellen, während die Arterie selbst in eine Furche zwischen sie zu liegen kommt. Mit der Vergrößerung der Herzohren muss natürlich auch der Ohrkanal (Fig. 265 *e*) viel deutlicher hervortreten, der jedoch immer noch wie anfangs nur zwischen dem Venenabschnitte und der linken Kammer seine Lage hat. Die Kammern selbst sind, verglichen mit früher, größer, die linke stärkere mehr rund, die rechte eher kolbig und der *Sulcus interventricularis* nicht schwächer, als er im jüngeren Herzen erschien.

Bau des primitiven Herzens.

Die innere Organisation und der Bau der eben geschilderten embryonalen Herzen bietet, meinen Beobachtungen am Kaninchenembryo zufolge, manches Besondere dar. In erster Linie bemerke ich, dass die Muskulatur des Herzens bei diesem Tiere am neunten Tage auftritt, unmittelbar nach der Verschmelzung der beiden Herzhälften,



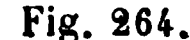


Fig. 264.



Fig. 265.

und dass schon am zehnten Tage an der *in toto* 0,054—0,108 mm dicken Herzwand vier Schichten sich deutlich unterscheiden und zwar von außen nach innen 1) eine dünne Bindesubstanzlage, 2) eine Lage von Muskelzellen, 3) eine endokardiale Schicht in Gestalt einer verschieden dicken Lage gallertiger Bindesubstanz und 4) ein einschichtiges Endothel. In bezug auf die Verbreitung der Muskeln habe ich die Beobachtung gemacht, dass am zehnten und elften Tage der ganze *Bulbus aortae*, d. h. der einfache primitive Aortenstamm bis zu seiner Teilung eine deutliche Muskelschicht besitzt, deren Faserung vorwiegend quer geht, eine Thatsache, die angesichts des Vorkommens quergestreifter Muskelfasern am *Conus arteriosus* niederer Wirbeltiere (*Selachier*, *Ganoiden* und *Chimaeren*) gewiss alle Beachtung verdient.

Fig. 264. Kopf eines Hundeembryo von unten gesehen, mehr vergrößert. Nach BISCHOFF. *a* Vorderhirn; *b* Augen; *c* Mittelhirn; *d* Unterkieferfortsatz; *e* Oberkieferfortsatz der ersten Kiemenbogen; *f f' f''* zwei bis vier Kiemenbogen; *g* linkes, *h* rechtes Herzohr; *k* rechte, *i* linke Kammer; *l* Aorta oder *Truncus arteriosus* mit drei Paar *Arcus aortae*.

Fig. 265. Herz des Embryo der Fig. 264 von hinten gesehen. *a* gemeinsamer Venensinus; *b* linke, *c* rechte *Auricula*; *g* rechte, *f* linke Kammer; *e* Ohrkanal; *h* *Truncus arteriosus*. Nach BISCHOFF.

Wichtig ist ferner, dass das einkammerige, einfache primitive Herz bereits gut ausgebildete arterielle und venöse Klappen besitzt. Dieselben stellen bei Kaninchenembryonen an beiden Ostien paarige, halbkugelige Verdickungen der vorhin erwähnten endokardialen Gallertsubstanz dar, in welche die Muskulatur nicht eingeht (siehe Fig. 266).

Weitere Entwickelung des Herzens.

Für die nun folgenden Zustände halte ich mich an das menschliche Herz. Fig. 267 zeigt das 2,66 mm lange Herz des in Fig. 118 dargestellten vier Wochen alten Embryo, das sehr nahe an die Herzform Fig. 264 und 265 sich anschließt. Bemerkenswert ist neben der größeren Entwickelung der Herzohren die Kleinheit der rechten Kammer, ein Verhalten, das jedoch nur kurze Zeit so ausgeprägt besteht. Die Aorta oder der *Truncus arteriosus*, obschon wie mit einer Furche versehen, welche aber nur die durchschimmernde *Intima* ist, war noch einfach und durch die schiefe Lage ihres Anfanges, sowie durch die starke Biegung in der Gegend der Vorkammer auffallend. An dieser ist mit Hinsicht auf die nächstfolgende Zeit besonders der nahezu gleiche Umfang der beiden Herzohren, von denen das linke selbst eher etwas größer war, zu beachten, außerdem verdient aber auch das Verhalten der einmündenden Venen Berücksichtigung. Statt einer großen Vene nämlich, die früher allein vorhanden war, findet sich hier das erste Stadium der Scheidung in die drei späteren Stämme und zwar ist die rechte *Cava superior* schon ganz getrennt, während die *Cava inferior* und die *Cava superior sinistra* noch zusammenhängen.

Die weiteren Veränderungen des menschlichen Herzens, die zwischen die vierte bis achte Woche fallen, sind folgende. Zuerst und vor allem wird die rechte Kammer kolbenförmig und größer, während die linke Kammer etwas an Rundung verliert, ohne dass die Gesamtverhältnisse sich ändern, was zu der Form führt, die Fig. 268 darstellt. Dann verlängern sich die beiden Kammern noch mehr und spitzen sich zu, während zugleich der Venenteil des Herzens und besonders die Herzohren zu einer ganz unverhältnismäßigen Größe heranwachsen. Fig. 268 zeigt nach Ecker das 3,3 mm lange Herz eines etwa sechs Wochen alten Embryo von vorn und Fig. 269 das 4,3 mm große Herz eines Fötus aus der achten Woche von der hinteren Seite, und überzeugt man sich an beiden Figuren leicht von der Größe der Herzohren, von denen das rechte jetzt entschieden das größere ist. In der Ansicht von hinten befinden sich übrigens die Herzohren einfach neben und über den Kammern, in der andern Ansicht dagegen erkennt man, wie dieselben einen guten Teil der Kammern decken, in welcher Beziehung jedoch zu bemerken ist, dass in Fig. 268 die *Auriculae* nicht ganz in ihrer natürlichen Lage, sondern etwas abgehoben gezeichnet sind. Venenmün-

dungen sind jetzt ganz bestimmt drei vorhanden, von denen die der linken *Cava superior* durch ihre Lage alle Beachtung verdient, wie wir dies übrigens später beim Venensysteme noch weiter zu besprechen

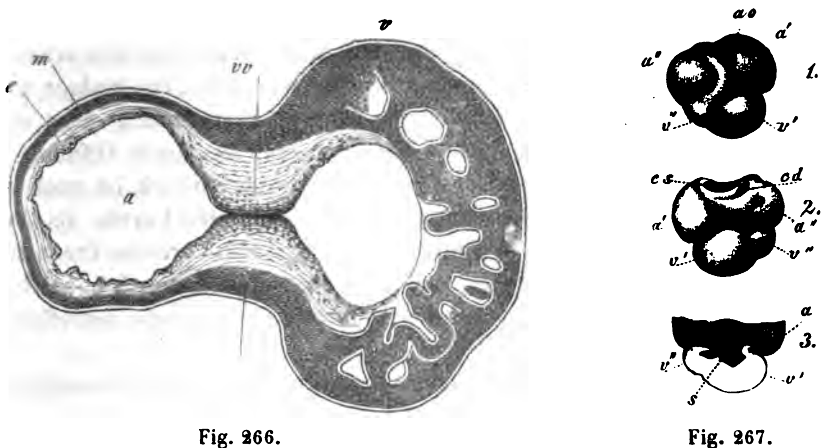


Fig. 266. Fig. 267.

Gelegenheit haben werden. Alle diese Venen münden übrigens jetzt noch in einen einfachen Raum zwischen den Herzohren, den primitiven

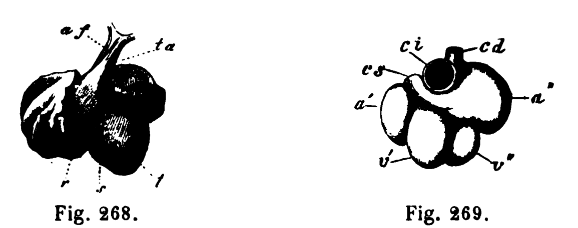


Fig. 268. Fig. 269.

Fig. 266. Sagittalschnitt durch die Herzkammer und den Vorhof eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Vergr. 59mal. *v* Ventrikel; *a* Atrium; *vv Valvula venosa; m* Muskellage der Herzwand.

Fig. 267. Herz eines vier Wochen alten, 13,5 mm langen menschlichen Embryo, $5^1/_2$mal vergr. 1. von vorn, 2. von hinten, 3. mit geöffneten Kammern und Vorkammer, deren obere Hälfte entfernt ist. *a'* linkes, *a''* rechtes Herzohr; *v'* linke, *v''* rechte Kammer; *ao Truncus arteriosus; s Septum ventriculorum* in der Anlage begriffen; *cd Cava superior dextra; cs Cava superior sinistra* mit der *Cava inferior.* Bei 2. ist der *Canalis auricularis* sehr deutlich.

Fig. 268. Herz eines etwa sechs Wochen alten menschlichen Embryo von 3,3 mm Länge, 4mal vergr., nach Ecker. *l* linke, *r* rechte Kammer; *ta Truncus arteriosus,* mit einer Furche bei *af,* die die Trennungsstelle der Aorta und Pulmonalis andeutet. Außerdem sieht man die beiden großen Herzohren.

Fig. 269. Herz eines acht Wochen alten menschlichen Embryo von 4,3 mm Länge, etwa 3mal vergr., von hinten. *a'* linkes *a''* rechtes Herzohr; *v'* linke, *v''* rechte Kammer; *cd Cava superior dextra; cs Cava superior sinistra; ci Cava inferior.*

Vorhof, indem die spätere Scheidewand auch in dem Herzen Fig. 268 nur in den ersten Spuren vorhanden ist. Wesentlich verändert hat sich dagegen das Verhalten des Vorhofes zu den Kammern, denn während derselbe früher (siehe Fig. 265) nur mit der linken Kammer in Verbindung stand, ist er im Herzen Fig. 267 auch mit der rechten Kammer schon etwas in Kommunikation, und bei dem Herzen Fig. 269 erkennt man schon von außen, dass dieser Zusammenhang ein ganz inniger sein muss, und in der That ergibt auch die innere Untersuchung eines solchen Herzens, dass jede Kammer nun durch eine besondere Öffnung in den Vorhof übergeht. Von dem *Truncus arteriosus* endlich ist noch zu bemerken, dass derselbe bei dem jüngeren Herzen eine Furche als Andeutung seiner beginnenden Teilung zeigt (Fig. 267), welche Trennung bei dem älteren Herzen schon zum Abschlusse gekommen ist, so dass nun zwei Arterien, die Aorta und die *Pulmonalis*, jede für die betreffende Kammer, vorhanden sind.

Die äußeren Umwandlungen des Herzens weiter speziell zu verfolgen lohnt sich kaum der Mühe und begnüge ich mich daher mit folgendem. Die rechte Kammer wächst bald so heran, dass sie die linke an Größe erreicht oder selbst etwas übertrifft, doch findet man beide Kammern gegen das Ende des Fötallebens wieder ziemlich gleich groß und zusammen einen hübschen Kegel darstellend, indem der rechte Rand des Herzens wegen der größeren Dicke der rechten Kammer jetzt noch abgerundet ist. Die Vorhöfe und Herzohren behalten lange Zeit ihre bedeutende Größe und sind die letzteren selbst noch beim reifen Embryo (Fig. 277) verhältnismäßig größer als später, doch sind sie allerdings in dieser Zeit nur noch ein schwacher Widerschein von dem, was sie früher waren. Die Größe endlich anlangend, so ist diejenige des ganzen Herzens im Verhältnisse zu den übrigen Teilen in späteren Zeiten viel geringer. Bei einem vier Wochen alten Embryo verhält sich das Herz meiner Schätzung zufolge zum Körper wie 1:12; im zweiten und dritten Monate berechnet Meckel das Verhältnis wie 1 : 50 und beim reifen Fötus wie 1 : 120.

Innere Veränderungen des Herzens.

Wir kommen nun zur Schilderung der wichtigen inneren Veränderungen des Herzens, welche alle, abgesehen von den mehr auf den Bau der Wandungen bezüglichen, im wesentlichen darauf zielen, aus dem einfächerigen primitiven Herzen, das dem Typus des Fischherzens folgt, ein zweikammeriges Organ mit vollkommener Trennung der Blutströme des großen und kleinen Kreislaufes zu bilden. Hierbei zerfällt sowohl der Venenteil des primitiven Herzens als auch die ursprüngliche *Aorta* durch eine longitudinale mittlere Scheidewand in zwei Hälften, während der primitive Ventrikel durch eine Querwand in zwei

Abteilungen sich teilt, und wird es so allerdings schwer begreiflich, wie der Venenteil, der erst nur mit der linken Kammer in Verbindung steht, und der *Truncus arteriosus*, der anfänglich einzig und allein aus der rechten Kammer entspringt, in ihre späteren Verhältnisse gelangen. Zur besseren Versinnlichung gehen wir von dem in Fig. 267 wiedergegebenen Herzen eines menschlichen Embryo aus, in dem der einkammerige Zustand noch fast ungetrübt besteht und die Scheidewandbildung kaum begonnen hat, und dann wird es auch zu verstehen sein, wenn wir sagen, dass vor der vollen Ausbildung der Scheidewände durch besondere Wachstumsvorgänge einmal an der hinteren Seite des Herzens die rechte Kammer nach und nach in den Bereich des Vorhofes gezogen wird und zweitens vorn dasselbe auch bei der linken Kammer in ihrer Beziehung zur *Aorta* oder dem *Truncus arteriosus* geschieht. Mündet einmal die Vorkammer in beide Kammern und stehen diese auch beide mit dem *Truncus arteriosus* in Verbindung, so ist es dann nicht schwer zu begreifen, wie durch die endliche Vollendung der *Septa* im Innern die bekannten vier Höhlen und die bleibenden Verhältnisse der Arterien sich ausbilden.

Nach diesen Vorbemerkungen schildere ich nun der Reihe nach die Vorgänge bei der Scheidewandbildung in den zwei Abschnitten des Herzens und im *Truncus arteriosus* zugleich mit den übrigen Veränderungen im Innern. Die beiden Herzkammern, anfänglich ebenso dünnwandig wie die venöse Abteilung, werden bald — beim Menschen in der dritten bis vierten Woche — zu zwei Säcken mit ungemein dicker Wand und sehr enger Höhle, deren aus der Darmfaserplatte entstehende Wände ganz und gar aus einem zierlichen Schwammgewebe sich entwickelnder Muskelbalken bestehen, deren Lücken überall von Aussackungen des Endothelrohres der Kammern ausgekleidet sind. Zugleich beginnt auch die Bildung des *Septum*, von dem Fig. 267, 3 einen sehr frühen Zustand darstellt. Dasselbe erschien als eine in der Gegend des *Sulcus interventriculars* vom unteren und hinteren Teile der Kammern ausgehende niedrige halbmondförmige Falte, deren Konkavität nach oben, d. h. gegen die Aorta und den Vorhof, und zugleich ein wenig nach links schaute. Mithin waren die Kammern an ihren Basalteilen noch nicht geschieden, doch hatte sich das ursprüngliche Verhältnis auch hier schon geändert, indem nun auch die rechte Kammer in etwas mit dem Vorhofe in Verbindung stand. Immerhin gehörte das *Ostium venosum*, dessen Ränder stark in den Vorhof vortraten, vorzüglich der linken Kammer an.

Einmal angelegt, bildet sich die Scheidewand der Kammer rasch aus und ist dieselbe schon bei Embryonen der siebenten Woche voll-

ständig, so dass nun die Kammern mit zwei getrennten Ostien in den Vorhof ausmünden. Die Gestalt dieser primitiven venösen Mündungen ist äußerst einfach und stellen dieselben ursprünglich nichts als einfache Spalten dar, deren Lage und Gestalt beim acht Wochen alten Embryo Fig. 270 zeigt. Die beiden Lippen, welche jede Spalte begrenzen, sind die ersten Andeutungen der bleibenden venösen Klappen, und haben Untersuchungen derselben an Kaninchenembryonen ergeben, dass diese Anlagen anfänglich denselben Bau besitzen wie die oben geschilderten primitiven Klappen. An diese Anlagen der bleibenden Klappen setzen sich anfangs weder Muskelfasern noch *Chordae tendineae* an, vielmehr stehen dieselben nur an ihrem festgewachsenen Rande mit der Muskelwand der Kammer und Vorkammer in Verbindung, zwischen welchen anfänglich keine Trennung besteht. Indem nun die Muskelwand der Kammer sich verdickt, spalten sich nach und nach an ihrer inneren Oberfläche einzelne Muskelbalken ab, so dass sie einerseits mit der Klappenbasis, anderseits mit tieferen, der Spitze näheren Teilen der Wand in Verbindung bleiben. Hierauf geht der gallertige, mit der Muskulatur nicht verbundene Teil der Klappe bis auf seine Randteile ein, welche dann, stärker vortretend, die bleibende Klappe bilden und die mit ihnen verbundenen Muskelbalken mitnehmen, an denen dann noch aus besonderen, zwischen den Muskelfasern befindlichen Elementen die Sehnenfäden sich entwickeln, von denen es nun begreiflich wird, dass sie oft Muskelfasern enthalten. Beim Menschen bilden sich die venösen Klappen erst im dritten Monate bestimmter aus, in welcher Beziehung auf die speziellen Darstellungen von Bernays (Die Entw. d. Atrioventrikularklappen, Leipzig 1877) verwiesen wird, der auch eine Abbildung von einem $4^1/_2$monatlichen Embryo gibt (Fig. 3). Die Kammerwandungen bleiben auch im dritten und vierten Monate noch unverhältnismäßig dick, werden dann aber im Verhältnisse zu den Herzhöhlen in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wieder dünner, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die rechte Kammer, obschon im Anfang dünnwandiger als die linke, doch bald dieselbe Stärke erreicht wie diese und dann auch während des ganzen Restes der Embryonalzeit so bleibt. Von der feineren Struktur der Herzmuskulatur bemerke ich nur folgendes. Der zierliche kavernöse oder schwammige Bau, der im zweiten Monate dem Herzfleische in seiner ganzen Dicke zukommt, ist kein länger andauernder Zustand, vielmehr wird im dritten und vierten Monate allmählich, von außen nach innen

Venöse Klappen.

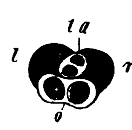


Fig. 270.

Feinerer Bau der Kammern.

Fig. 270. Herz eines acht Wochen alten Embryo nach Wegnahme der Vorkammer von oben, etwa 3mal vergr. *o* die beiden venösen Ostien; *ta* die beiden Arterien; *l*, *r* der linke und rechte Ventrikel.

fortschreitend, die Herzwand kompakter, bis am Ende der schwammige Bau auf die innersten Lagen allein beschränkt ist. Dass das Herzfleisch aus spindel- und sternförmigen Muskelzellen sich aufbaut, habe ich schon vor Jahren gezeigt (Handb. d. Gewebelehre, erste Aufl., S. 607), und bilden dieselben einfach durch Aneinanderlagerung die späteren Muskelfasern des Herzens.

Teilung des *Truncus arteriosus.*

Gleichzeitig mit der Ausbildung des *Septum ventriculorum* tritt auch die Teilung des primitiven Aortenstammes oder des T r u n c u s a r t e r i o s u s in *Arteria pulmonalis* und bleibende *Aorta* ein, welche, obgleich scheinbar nur die Fortsetzung des Vorganges, der bei der Trennung der Kammern statthat, doch von demselben wohl zu unterscheiden ist. Während nämlich bei den Kammern die Herzmuskulatur selbst hervorwuchert und schließlich zu einem vollständigen *Septum* sich umbildet, ist es bei der primitiven *Aorta* die mittlere Lage der Gefäßwand, welche die Trennung bewirkt.

Diesem zufolge kann die Scheidung des *Truncus arteriosus* nicht so beschrieben werden, als ob sie durch ein Hereinwachsen des Kammerseptums geschehe, wie am deutlichsten auch daraus hervorgeht, dass bei gewissen Geschöpfen die *Aorta* zu einer Zeit sich teilt, in welcher die Kammer noch einfach ist. So bei der Natter nach RATHKE (Entw. d. Natter, S. 165), bei der zur Zeit, wo der *Truncus arteriosus* in drei Gefäße zerfällt, die Kammer noch keine Spur eines *Septum* besitzt. Ebenso ist auch, wie RATHKE mit Recht bemerkt, die Ursache der Trennung der primitiven *Aorta* in zwei Kanäle nicht mit v. BAER in gewissen Besonderheiten der Zirkulation, in einer verschiedenen Richtung der Blutströme zu suchen, vielmehr liegt dieselbe einzig und allein in besonderen Wachstumsvorgängen der Arterienwand. — Was nun die Einzelheiten beim Menschen anlangt, so habe ich in der vierten Woche den *Truncus arteriosus* noch vollkommen einfach mit rundem Lumen gefunden. Querschnitte desselben, mikroskopisch untersucht, zeigten schon deutlich drei Häute, eine dünne derbere *Adventitia*, eine mächtige helle *Media* und eine innere Zellenlage als *Intima*. In der fünften Woche war die Arterie ebenfalls noch einfach, doch war das Lumen jetzt schon in die Qnere gezogen und spaltenförmig. In der siebenten und achten Woche fand ich das Gefäß schon vollkommen doppelt und gelang es mir hier nicht, Zwischenstadien aufzufinden und die allmähliche Ausbildung der Teilung zu verfolgen. Glücklicher war ich bei Rindsembryonen von 15—18 mm Länge und fand ich hier erstens Aorten mit 8förmigem Lumen oder, mit andern Worten, mit zwei schwachen Leisten im Innern, welche von Wucherungen der *Tunica media* herrührten, und zweitens solche, die innerhalb einer gemeinsamen *Adventitia* zwei *Lumina* ent-

hielten, die zwar jedes seine besondere *Intima*, aber zusammenhängende *Tunicae mediae* besaßen. Diesem zufolge kann nicht wohl bezweifelt werden, dass die Teilung des *Truncus arteriosus* wesentlich durch eine Wucherung seiner mittleren Haut zustandekommt, welcher erst später auch die *Adventitia* folgt, was jedoch beim Menschen sehr früh geschieht, indem schon in der achten Woche beide große Arierien alle ihre Häute für sich besitzen.

Semilunarklappen.

Gleichzeitig mit der Teilung bilden sich auch die Semilunarklappen, die ich an beiden Arterien schon beim sieben Wochen alten Embryo sah. Dieselben sind bei Säugetierembryonen anfänglich nichts als horizontal vortretende dicke, halbkugelförmige Wülste eines Gallertgewebes und des Endothels, welche unmittelbar mit dem Endokard der Kammern verbunden sind, durch welche das Lumen an dieser Stelle die Gestalt eines einfachen dreizackigen Sternes mit einem langen und zwei kurzen Schenkeln erhält, indem die eine Klappe anfänglich viel kleiner ist als die andere. Zu welcher Zeit die Klappen zuerst als Taschen sichtbar werden, habe ich beim Menschen nicht untersucht. Bei Kaninchenembryonen geschieht dies am 16. Tage bei 1,4—1,7 cm Länge und fand ich die *Semilunares aorticae* um diese Zeit 0,14 mm hoch und 0,085 mm dick.

Die obenerwähnte quergestreifte Muskulatur der primitiven Aorta vergeht beim Kaninchen vom 12. Tage an von der Teilungsstelle der *Aorta* zu gegen das Herz, doch bleibt in der Höhe der primitiven Aortenklappen noch bis zum 14. Tage Muskulatur bestehen, welche erst mit der Teilung der primitiven *Aorta* zu schwinden scheint.

Bildung des *Septum atriorum*.

Später als die Kammern und der *Tr. arteriosus* die beschriebenen Trennungsvorgänge zeigen, erleidet auch der Venenteil des Herzens ähnliche Veränderungen. Nach meinen Erfahrungen nämlich beginnt die Bildung des *Septum atriorum* erst nach der Vollendung des *Septum ventriculorum* in der achten Woche in Gestalt einer niedrigen halbmondförmigen Falte, die von der Mitte der vorderen Wand der Vorkammer und vom oberen Rande des *Septum ventriculorum* ausgeht. In dieselbe Zeit und vielleicht schon etwas früher fällt auch die Entwickelung zweier anderer Falten an der hinteren Wand des Vorhofes, der *Valvula Eustachii* und der *Valvula foraminis ovalis* rechts und links an der Mündung der unteren Hohlvene, welche Bildungen alle im dritten Monate viel deutlicher werden und dann schon eine bessere Scheidung der Vorhöfe bedingen, die jedoch, wie bekannt, während der ganzen Fötalperiode unvollkommen bleibt, indem dieselben durch das große *Foramen ovale* verbunden sind. Dieses Loch ist nicht als eine einfache, von rechts nach links durchgehende Öffnung in der Scheidewand zu betrachten, sondern

Valvula Eustachii. Valvula foraminis ovalis.

mehr als ein die *Cava inferior*, die beim Embryo auch zum Teil in den linken Vorhof mündet, fortsetzender schiefer Kanal, dessen Begrenzungen die um diese Zeit sehr große Eustachische Klappe und die Klappe des eiförmigen Loches sind, die man auch als Fortsetzungen der Wand der Vene auffassen kann. Nach der Geburt verschmilzt in der Regel die *Valvula foraminis ovalis* mit dem nach rechts von ihr gelegenen *Septum* und stellen dann beide miteinander das bleibende *Septum atriorum* dar, doch erhält sich bekanntlich der Verbindungskanal in vielen Fällen zeitlebens offen. — Die Wandungen der Vorhöfe sind beim Embryo lange Zeit ungemein dünn, verstärken sich dann an den Herzohren, an denen zuerst *Trabeculae* sichtbar werden, und später auch an den übrigen Teilen.

Lage des embryonalen Herzens.

Zum Schlusse nun noch einige Bemerkungen über die Lage des Herzens. Unmittelbar nach seiner Entstehung liegt das Herz entschieden im Bereiche des Kopfes, wie aus vielen früheren Figuren (s. Fig. 38—40, 77, 78, 80, 109) entnommen werden kann, wo dasselbe vor dem ersten Urwirbel, dem Vorläufer des ersten Halswirbels, in der Höhe der zweiten und dritten Hirnblase seine Stellung hat. Zur Zeit, in welcher die Kopfkrümmungen am ausgesprochensten sind, liegt das Herz mit dem Ventrikelteil unter dem Vorderkopf und steigt die Aorta dorsalwärts längs der Kiemenbogen herauf, um in der Gegend des dritten Bogens in ihre Äste zu zerfallen (Fig. 82, 83 und His, Taf. VII A_1 und B_1). Mit der größeren Entwickelung des Kopfes und Halses rückt nun aber das Herz scheinbar immer weiter zurück, so dass es nach und nach in die Halsgegend zu liegen kommt (Fig. 83, 86, 87). Hier treffen wir auch noch teilweise das Herz des vier Wochen alten menschlichen Embryo (s. Fig. 117, 118, 257), allein bald nimmt dasselbe mit der größeren Ausbildung der Halsgegend seine Stellung ganz und gar in der Brusthöhle ein, in der es während des ganzen zweiten Monates die volle Breite und Tiefe derselben erfüllt und mit seiner Längsachse gerade steht (Fig. 242). Erst von der achten Woche an beginnen die Lungen, die bisher weiter gegen das Becken zu und an der Dorsalseite der Leber lagen, neben demselben sich zu erheben, um bald ihre typische Stellung einzunehmen, und während dies geschieht, stellt sich auch das Herz mit der Spitze mehr nach links (Fig. 258), von welcher Zeit an dasselbe keine erheblichen Lageveränderungen mehr erfährt.

Hüllen des Herzens.

Eigentümlich wie die Lage ist auch die Beschaffenheit der das Herz umgebenden Teile. Solange das Herz seine primitive Stellung am Kopfe und Halse einnimmt, ist es in einer Spaltungslücke des mittleren Keimblattes enthalten, deren Begrenzungen in früheren Paragraphen genau geschildert wurden. Diese Lücke hat zuerst die in Fig. 39 und 109 dargestellte Form, nimmt aber später die an, die Fig. 106 darstellt, und

finden wir in diesem Stadium das Herz vor dem Anfangsdarme gelegen und an der Bauchseite nur von einer dünnen Haut bedeckt, welche die *Membrana reuniens inferior* von RATHKE oder die primitive Hals- und Brustwand ist. Um diese Zeit geschieht es auch, dass das große Herz diese dünne Haut bruchsackartig vortreibt und scheinbar wie außerhalb des Leibes seine Lage hat (s. Fig. 35). Dieser Zustand dauert so lange, bis die Produkte der Urwirbel, Muskeln, Nerven und Knochen, in die primitive untere Leibeswand hineinwachsen und die bleibende Brustwand bilden, mit welchem Vorgange dann erst das relativ auch kleiner gewordene Herz seine Stelle im *Thorax* einnimmt, was beim Menschen in der zweiten Hälfte des zweiten Monates geschieht.

Herzbeutel.

Über die Entwickelung des Herzbeutels ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt, doch möchte so viel unzweifelhaft sein, dass derselbe nach Analogie des *Peritoneum* und der *Pleura* aus der Darmfaserplatte des Herzens *in loco* sich bildet und nichts als die äußerste Schicht der Herzanlage und die innerste Lamelle der primitiven, das Herz einschließenden Höhle ist (siehe oben S. 121). Zu welcher Zeit derselbe beim Menschen zuerst sichtbar wird, ist nicht bekannt und kann ich nur so viel sagen, dass derselbe im zweiten Monate schon deutlich ist (s. Fig. 141).

§ 48.

Entwickelung der Gefäße.

Entwickelung der Arterien. Aortenbogen.

Zur Entwickelung der Gefäße übergehend, beginnen wir zunächst mit den Arterien, unter denen die großen Stämme in der Nähe des Herzens vor allem Beachtung verdienen. Die erste Form derselben, die gleich nach der Entstehung des Herzens und während der Dauer des Kreislaufes im Fruchthofe getroffen wird, ist die (Fig. 271, 1), dass das Herz vorn einen *Truncus arteriosus* (*ta*) entsendet, der nach kurzem Verlaufe in zwei *Arcus aortae* sich spaltet, die in der Wand der Kopfdarmhöhle bogenförmig nach der Gegend der späteren Schädelbasis und dann längs dieser konvergierend nach hinten laufen, um anfänglich getrennt voneinander als doppelte *Aortae descendentes* zu enden und später untereinander zur unpaaren *Aorta* zu verschmelzen (siehe unten). Sowie die Kiemen- oder Schlundbogen hervortreten, zeigt sich, dass der Anfang der Aortenbogen in den ersten Kiemenbogen liegt (Fig. 31), sowie dass auch für die folgenden Kiemenbogen neue Aortenbogen hervortreten. Diese entstehen in der Richtung der punktierten Linien der Fig. 271, 1, mithin hinter dem ersten Bogen oder, wenn man lieber will, als Queranastomosen seiner beiden Schenkel, und hat man beim Hühnchen leicht Gelegenheit, drei solche Bogenpaare zu sehen, wie sie Fig. 264 nach

Bischoff vom Hunde wenigstens in den Anfängen wiedergibt. Es beschränkt sich jedoch die Zahl der Bogen nicht auf drei, vielmehr treten nach den übereinstimmenden Angaben von v. Baer und Rathke auch bei Säugetieren und nach His auch beim Menschen (Taf. VII, Mu), ebenso wie bei den Vögeln, der Reihe nach fünf Aortenbogen auf, in der Art jedoch, dass, während die hintersten Bogen entstehen, die vorderen schwinden und niemals fünf, ja selbst vier nur sehr selten zu gleicher Zeit vorhanden sind, wie dies in Fig. 271, 2 dargestellt sich findet, in der auch die Stelle des fünften Bogens durch eine punktierte Linie an-

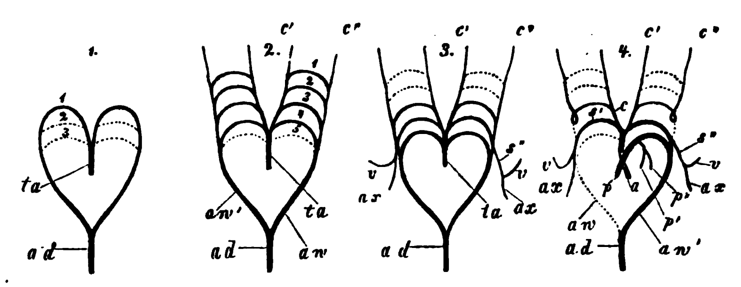


Fig. 271.

gegeben ist Der vierte und fünfte Bogen entstehen als Queranastomosen zwischen dem *Truncus arteriosus* selbst und dem hinteren Teile des ursprünglichen ersten Aortenbogens und liegen der vierte im vierten Kiemenbogen und der fünfte hinter der vierten Kiemenfurche. Es entsprechen sich mithin die Kiemenbogen und Aortenbogen ganz, mit einziger Ausnahme dessen, dass bei den höheren Wirbeltieren kein fünfter Kiemenbogen sich entwickelt, und ist klar, dass die Aortenbogen eine Wiederholung des ersten Entwickelungszustandes der Kiemengefäße der Fische und Batrachier sind. Da jedoch bei den höheren Tieren keine Kiemen sich ausbilden, so vergeht ein Teil der Aortenbogen wieder und findet auch der Abschnitt derselben, der sich erhält, eine ganz eigentümliche Verwendung.

Fig. 271. Schema zur Darstellung der Entwickelung der großen Arterien mit Zugrundelegung der von Rathke gegebenen Figuren. 1. *Truncus arteriosus* mit ein Paar Aortenbogen und Andeutung der Stellen, wo das zweite und dritte Paar sich bildet. 2. *Truncus arteriosus* mit vier Paar Aortenbogen und Andeutung der Stelle des fünften. 3. *Truncus arteriosus* mit den drei hinteren Paaren von Aortenbogen, aus denen die bleibenden Gefäße sich entwickeln, und Darstellung der oblitterierten zwei vorderen Bogen. 4. Bleibende Arterien in primitiver Form und Darstellung der oblitterierenden Teile der Aortenbogen. *ta Truncus arteriosus;* 1—5 erster bis fünfter Aortenbogen; *a* Aorta; *p* Pulmonalisstamm; *p' p''* Äste zur Lunge; *aw'* bleibende Wurzel der *Aorta thoracica a d; aw* oblitterierende Wurzel derselben; *s' s'' Subclaviae; v Vertebralis; ax Axillaris; c Carotis communis; c' Carotis externa; c'' Carotis interna.*

Naturgetreue Abbildungen der Aortenbogen des Menschen gibt His in seiner oft zitierten Monographie auf Taf. VII, VIII.

Umwandlungen der Aortenbogen. Die Umwandlung der Aortenbogen in die bleibenden Gefäße schildere ich nach Rathkes sorgfältigen Untersuchungen und versinnliche dieselben durch zwei Schemata Fig. 271, 3 und 4, die mit einer geringen Modifikation nach einem von Rathke gegebenen Schema konstruiert sind. Die bleibenden großen Arterien gehen im wesentlichen aus den drei letzten Aortenbogen hervor, doch erhält sich auch ein Teil des ersten und zweiten Bogens in der *Carotis interna c''* und *Carotis externa c'*. Von den drei letzten Bogen wird der vorderste (der dritte der ganzen Reihe) zum Anfange der *Carotis interna*, während die *Carotis communis c* aus dem Anfange des ursprünglichen ersten *Arcus aortae* sich entwickelt. Der zweite bleibende Aortenbogen (der vierte der ganzen Reihe) setzt sich auf beiden Seiten, nach der Trennung des *Truncus arteriosus* in *Aorta* und *Art. pulmonalis*, mit der *Aorta* in Verbindung und wird links zum eigentlichen bleibenden *Arcus aortae*, rechts zum *Truncus anonymus* und zum Anfange der *Subclavia dextra s'*. Die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten bleibenden Bogen (dem dritten und vierten ursprünglichen Bogen) vergeht. Der dritte bleibende Bogen (der fünfte der ursprünglichen Reihe) vergeht rechts vollständig, links tritt derselbe mit der *Pulmonalis* in Zusammenhang und bleibt auch während des ganzen Fötallebens mit dem bleibenden *Arcus aortae* in Verbindung, so dass das Blut der rechten Kammer in die *Aorta descendens* sich entleert. Aus diesem Bogen entwickeln sich auch die beiden Lungenäste selbst, *p' p''*, die anfänglich ein kurzes gemeinschaftliches Stämmchen haben, später aber direkt aus dem Bogen selbst entspringen. Die Verbindung zwischen dem zweiten und dritten Bogen rechts erhält sich als Fortsetzung der *Subclavia* in die *Axillaris ax* und gibt die *Vertebralis v* ab, dagegen vergeht die Fortsetzung des dritten rechten Bogens zur ursprünglichen unpaaren *Aorta* (*aw*), so dass später die *Aorta descendens* nur mit den Gefäßen der linken Seite in Verbindung steht. Die *Subclavia* der linken Seite *s''* endlich entsteht aus dem Ende des zweiten bleibenden Aortenbogens der linken Seite.

Sind einmal in der angegebenen Weise aus den ursprünglichen Aortenbogen die bleibenden Gefäße entstanden, so erreichen dieselben dann nach und nach durch besondere Wachstumserscheinungen ihre bleibenden Verhältnisse, was wohl nicht im einzelnen zu schildern sein wird, da die Gefäße Fig. 271, 4 doch nicht so sehr von denen der späteren Zeiten abweichen, dass nicht die Umwandlungen derselben leicht begreiflich wären. Beim älteren und reifen Embryo haben dann die meisten großen Arterien ihre bleibenden Gestaltungen angenommen und findet

sich nur noch das Bemerkenswerte, dass die Lungenarterie immer noch außer den Lungenästen einen starken Verbindungszweig, den *Ductus arteriosus Botalli*, zur *Aorta* abgibt (Fig. 277), der als Fortsetzung der *Pulmonalis* erscheint und erst nach der Geburt oblitteriert.

Entwickelung der peripheren Arterien.

Von den übrigen Arterien sind im ganzen nur wenige auf ihre Entwickelung untersucht, doch bieten dieselben auch nicht das Interesse dar wie die großen Stämme am Herzen, und begnüge ich mich daher mit folgendem. *Aorta thoracica* und *abdominalis* sind anfangs doppelt, indem die ersten Aortenbogen sich nicht vereinen, sondern als sogenannte »primitive Aorten« vor der Wirbelsäule einander parallel bis zum hinteren Leibesende fortgehen. Erst am dritten Tage verschmelzen beim Hühnchen diese primitiven Aorten in ihrem vordersten, an der Wirbelsäule gelegenen Teile und von diesem Punkte rückt dann die Verschmelzung langsam nach hinten fort.

Primitive Aorten.

Beim Kaninchen beginnt die Verschmelzung dieser Gefäße, die bisher *Art. vertebrales posteriores* hießen, bei Embryonen von neun Tagen in der Gegend der Lungenanlagen und schreitet von da nach hinten fort, so dass am 16. Tage die unpaare *Aorta* gebildet ist (s. Fig. 256 und 260).

Diese Verhältnisse machen es dann auch begreiflich, dass die *Arteriae omphalo-mesentericae* erst Äste der primitiven Aorten und später der unpaaren Bauchaorta sind. Für die Annahme einer Entstehung der ganzen *Aorta descendens* durch Verschmelzung zweier Stämme beim Menschen sprechen die freilich seltenen Fälle von Aorten, die in ihrer ganzen Länge durch eine Scheidewand geteilt sind.

Arterien des Dottersackes.

Außerdem verdienen nun noch die Gefäße des Dottersackes und der *Allantois* Erwähnung. Von den ersteren habe ich schon früher angegeben, dass die anfänglich zahlreichen *Art. omphalo-mesentericae* später bis auf zwei vergehen (Fig. 272 *m*), von denen schließlich auch nur die rechte sich erhält (Fig. 149 *a*, 257 *a'*). Von dieser entspringt als ein anfänglich kleines Ästchen die *Arteria mesenterica*, welche dann aber zuletzt, da die Arterie des Dottersackes nicht wächst, als die eigentliche Fortsetzung des Stammes erscheint, der hiermit zur *Mesenterica superior* wird. — Die Arterien der *Allantois* sind ursprünglich einfach die Enden der primitiven Aorten (Fig. 272). Sind diese verschmolzen und die *Aorta abdominalis* aus ihnen entstanden, so erscheinen die Arterien der *Allantois*, die jetzt zur *Placenta* gehen und *Umbilicales* heißen, einfach als die Teilungsäste der Aorta, in derselben Weise wie beim Erwachsenen die *Iliacae communes*, und diese geben dann schwache Ästchen zu den hervorsprossenden unteren Extremitäten und den Beckeneingeweiden ab. Mit der Zeit werden nun freilich diese

Arteriae umbilicales.

Repräsentanten der *Arteria iliaca externa* und *interna* stärker, da aber auch die *Arteriae umbilicales* während der ganzen Fötalperiode fortwachsen, so erscheinen diese Arterien auch beim reifen Embryo immer noch als die eigentlichen Endäste der *Aorta*, ein Verhältnis, das erst nach der Geburt mit der Oblitteration der Nabelarterien und ihrer Umwandlung in die *Ligamenta vesicae lateralia* sich ändert.

Wenn ich vorhin die *Arteriae umbilicales* als die Endäste der embryonalen *Aorta* bezeichnete, so ist dies noch etwas näher zu erörtern. Zur Zeit, wo die *Allantois* hervorsprosst, sind die Arterien derselben in der That die letzten Äste der noch unverschmolzenen primitiven Aorten. Später jedoch, wenn die Verschmelzung eingetreten ist, setzt sich die unpaare Aorta eigentlich noch jenseits der Umbilikalarterien mit einem kleinen Stämmchen, das *Aorta caudalis* heißen kann und Vorläufer der *Sacra media* ist, fort und sind die *Arteriae umbilicales* nur Seitenäste der mittleren unpaaren Arterie. Da jedoch die Nabelarterie sehr stark und die Verlängerung der *Aorta* in den Schwanz nur schwach ist, so erscheinen die ersteren auch unter diesen Verhältnissen als die eigentlichen Enden der *Aorta*, und habe ich dieselben aus diesem Grunde vorhin als solche bezeichnet.

Venensystem.

Zur Entwickelung des Venensystemes übergehend, betreten wir unstreitig das schwierigste Gebiet in der ganzen Lehre vom Gefäßsysteme.

Allgemeine Übersicht der Entwickelung der Venen. *Venae omphalo-mesentericae.*

Die ersten Venen, die bei der Entwickelung auftreten, sind, wie schon bekannt, die zwei *Venae omphalo-mesentericae*, die nicht dem Leibe des Embryo selbst, sondern dem Fruchthofe angehören und durch je ein kurzes Stämmchen in das Venenende des Herzens einmünden (s. Fig. 26, 90 und § 9). Mit der Ausbreitung der Gefäße des Fruchthofes über die ganze Keimblase und der Bildung des Dottersackes wandeln sich diese Gefäße in die des Dottersackes um, von dem anfänglich noch zwei Venen zum Herzen gelangen, die dann aber später, wenn der Darm vom Dottersacke sich abschnürt, auf eine einzige, scheinbar der linken Seite angehörige sich zurückbilden, die immer noch den Namen *Vena omphalo-mesenterica* trägt und später auch eine kleine *Vena mesenterica* vom Darme her aufnimmt. Noch bevor dies geschehen ist, treten aber auch schon zwei neue Venengebiete auf, das der *Allantois* und die Körpervenen des Embryo selbst. Die Venen der *Allantois* sind anfänglich zwei *Venae umbilicales*, die in der Wand der noch weit offenen Bauchhöhle nach vorn verlaufen (Fig. 97 *u*) und dann, in ein Stämmchen vereint, von der Ventralseite her in den Stamm der beiden *Venae omphalo-mesentericae* sich einsenken. Noch bevor die Leber hervorsprosst, werden die Umbilikalvenen mächtiger und eignen den Stamm

Venae umbilicales.

der *Omphalo-mesentericae* sich an, mit andern Worten, es erscheint derselbe jetzt als Fortsetzung der Nabelvenen, und die einzig übrig bleibende *Vena omphalo-mesenterica* tritt nun in das Verhältnis eines Ästchens des Nabelvenenstammes. Mit dem Hervorwachsen der Leber wird der Stamm der Nabelvenen (früher Stamm der *Omphalo-mesenterica*) von derselben umfasst und entwickeln sich nun zweierlei Systeme von Venenverästelungen in die Leber hinein. Die einen derselben, die zuführenden Leberäste (*Venae hepaticae advehentes*) der Nabelvenen, bilden sich von der Einmündungsstelle der *Vena omphalo-mesenterica* in die Leber hinein und führen derselben Blut zu, die andern dagegen entwickeln sich weiter oben von der Leber in das Ende des Stammes der Nabelvenen und stellen die *Venae hepaticae revehentes* dar. Ist dies geschehen, so verschwindet die rechte Nabelvene, die schon früher eine geringe Entwickelung dargeboten hatte, ganz, so dass nun das Blut der *Placenta* nur durch eine linke Umbilikalvene, die aber nach und nach in die Mittellinie rückt, in die Leber und zum Herzen geführt wird. Um dieselbe Zeit wird auch die *Omphalo-mesenterica* nach und nach zu einem Aste der rechten *Vena hepatica advehens* der Nabelvene, obschon sie anfangs genau an der Ursprungsstelle der Venen der beiden Seiten, jedoch mehr rechts mit derselben zusammenmündete. Später wird der Teil dieser Vene, der vom Dottersacke kommt, relativ immer kleiner, wogegen die Darmvenen an Mächtigkeit gewinnen, und sobald dieses Verhalten bestimmter ausgebildet ist, muss dann das Ende der Vene, die jetzt noch *Omphalo-mesenterica* heißt, als *Vena portae* bezeichnet werden, die somit ebenfalls in die rechte *Vena hepatica advehens* der Umbilikalvene einmündet. Der Teil der *Vena umbilicalis*, der zwischen den beiderlei Leberästen derselben sich befindet, bleibt während der ganzen Embryonalzeit bestehen und ist der *Ductus venosus Arantii*.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Gefäße der Allantois oder vielleicht schon etwas früher treten auch die ersten Gefäße im Leibe des Embryo selbst auf. Die Venen sammeln sich auf jeder Seite in einen vom Kopfe herkommenden Stamm, die *Vena jugularis* (Fig. 54 *vj*), und einen vom hinteren Leibesende abstammenden, die *Vena cardinalis*, die in der Herzgegend zu einem queren Stamme, dem *Ductus Cuvieri*, sich verbinden, welche beide mit dem Ende des Stammes der *Omphalo-mesenterica*, später der *Vena umbilicalis* sich vereinigen (s. Fig. 53, wo neben der *Vena jugularis* die *Vena cardinalis*, der *Ductus Cuvieri* und die *Vena omphalo-mesenterica* ohne Bezeichnung dargestellt sind). Hat dieses paarige Körpervenensystem eine gewisse Zeit bestanden, so entwickelt sich rechts von der Aorta aus zwei mit den *Venae cardinales* verbundenen Wurzeln ein unpaarer Stamm, die *Cava inferior*, die über

Venae jugulares und cardinales.

Ductus Cuvieri.

Cava inferior.

den *Venae hepaticae revehentes* mit dem Stamme der Umbilikalvene zusammenmündet. Um diese Zeit senken sich somit alle Venen des Embryo gemeinschaftlich in einen kurzen Venensinus dicht am Herzen ein, später wird jedoch dieser Behälter in den Bereich des Vorhofes gezogen, so dass dann die *Ductus Cuvieri*, die nun obere Hohlvenen heißen, für sich und der durch Vereinigung der *Cava inferior* und *Vena umbilicalis* gebildete kurze Stamm ebenfalls als *Cava inferior* gesondert in den Vorhof übergehen. Noch später vereint sich dann auch das System der linken *Cava superior* größtenteils mit der rechten oberen Hohlvene, wobei die Kardinalvenen zur *Azygos* und *Hemiazygos* werden, und erhält sich von ihr nichts als das Herzende als *Vena coronaria cordis magna*. — Hiermit sind in groben Umrissen die Hauptentwickelungsvorgänge des Venensystemes gezeichnet und werden sich nun die Einzelheiten leichter auffassen lassen.

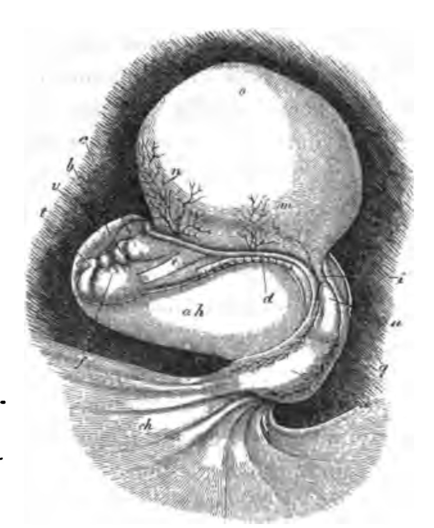


Fig. 272.

Venae omphalo-mesentericae. **Nabelgekrös- oder Dottersackvenen.**

Was die ersten *Venae omphalo-mesentericae* betrifft, so finden sich die frühesten Zustände derselben von Säugetierembryonen nach Bischoff in Fig. 82 und 90. Beim Menschen kennt man dieselben aus diesem Stadium noch nicht und ist die frühesteBeobachtung die von Coste an dem in Fig. 272 dargestellten 15—18 Tage alten Embryo, an dem die genannten Venen (*n*) die vorderen Seiten des Dottersackes einnehmen und an der Bauchfläche des Endes des Vorderdarmes in das Herz sich einsenken, woselbst sie mit dem Stamme der *Venae umbilicales* zusammenmünden, in der Weise, wie dies das Schema Fig. 273,1 ergibt. Zwischen diesem Stadium und dem nächstfolgenden, das Fig. 141 und 257 und das Schema Fig. 273, 2 darstellen, ist eine Lücke, die bis jetzt noch niemand mit Sicherheit ausgefüllt hat. Beim vier Wochen alten

Fig. 272. Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Nabelstrang von 15—18 Tagen, nach Coste, vergr. dargestellt. *b* Aorta; *c* Herz; *d* Rand der weiten Bauchöffnung; *e* Oesophagus; *f* Kiemenbogen; *i* Hinterdarm; *m* *Art. omphalo-mesenterica*; *n* *Vena omphalo-mesenterica*; *o* Dottersack, dessen Gefäße nicht ausgezeichnet sind; *u* Stiel der Allantois (*Urachus*); *a* Allantois mit deutlichen Gefäßen, als kurzer Nabelstrang, zum Chorion *ch* gehend; *v* Amnion; *ah* Amnionhöhle.

Embryo nämlich und noch später läuft die allein noch erhaltene linke Vene des Dottersackes an der linken Seite der einfachen Darmschleife und tritt dann hinter dem Pförtner und der *Pars horizontalis superior duodeni* an die rechte Seite des Magens, um schließlich nach vorn in den Stamm der *Venae umbilicales* an der Leber einzumünden. Dass dieses Gefäß, das hinter dem Darme durchgeht, nicht einfach die linke *Vena omphalo-mesenterica* sein kann, wie allgemein angenommen wird, ist klar, da dieselbe ja ursprünglich vor dem Darme ihre Lage hat; es ist jedoch leider für einmal nicht möglich, genau zu sagen, wie dasselbe entsteht. Immerhin scheint mir ein von Coste gegebener Fingerzeig (Hist. du dével., Erklärung der Pl. IV a) den einzig richtigen Weg anzubahnen. Nach Coste nämlich ist das Ende der eben geschilderten sogenannten linken *Vena omphalo-mesenterica* der Stamm der Nabelgekrösvene der rechten Seite. Ist dem so, und meiner Meinung nach kann dies nicht wohl bezweifelt werden, so begreift sich dann die Lage dieses Stammes an der rechten Seite des Magens und hinteren Seite des *Pylorus*, letzteres im Zusammenhange mit der Drehung des Magens, leicht, dagegen wird allerdings noch weiter anzunehmen sein, dass das Ende des Stammes der linken *Omphalo-mesenterica* (Fig. 273, 2, *om''*) vergeht und der Rest derselben mit dem rechten Stamme sich in Verbindung setzt, welche ihrerseits am Dottersacke schwindet, was das Schema Fig. 273, 2 deutlich machen wird. Demzufolge wäre es wohl möglich, dass die beiden *Venae omphalo-mesentericae* zu einer gewissen Zeit um das *Duodenum* herum eine Anastomose bildeten, welchen Ringsinus His bei zwei jungen menschlichen Embryonen wirklich gefunden hat (Menschl. Embr., Taf. VII *Ms*, und Archiv, 1881, Taf. XI, Fig. 9 *Rs*), wogegen Fol denselben nicht wahrnahm (l. s. c.).

Was die Beziehungen der *Vena omphalo-mesenterica* zur Leber und zur *Vena umbilicalis* und ihren Leberästen anlangt, so entwickeln sich beim Menschen die Umbilikalvenen sicherlich vor der Bildung der Leber, wie der Embryo Fig. 272 beweist, und erscheint daher, im Zusammenhange mit dem raschen Wachstume dieser Venen, der ursprüngliche Stamm der beiden *Venae omphalo-mesentericae*, sobald die Leber auftritt, nicht mehr als die Fortsetzung der noch erhaltenen linken *Vena omphalo-mesenterica*, sondern als die der Nabelvenen, mit andern Worten, es hat sich, wie Fig. 273, 2 lehrt, das Verhältnis der beiden großen Venen zu einander in der Art geändert, dass, während früher die *Vena omphalo-mesenterica* Hauptgefäß war und der Umbilikalvenenstamm in sie einmündete, nun umgekehrt die *Vena omphalo-mesenterica* zu einem Aste der Nabelvene geworden ist. In der That fand ich auch bei einem vier Wochen alten Embryo, ähnlich wie dies Coste in seiner Tab. III, a von

einer gleich alten Frucht zeichnet, bei einer noch sehr kleinen Leber eine starke Nabelvene, die eine viel kleinere *Vena omphalo-mesenterica* als Ast aufnahm. Bei so bewandten Umständen kann man beim Menschen nicht von Leberästen der *Omphalo-mesenterica*, sondern nur von solchen der *Vena umbilicalis* reden. Diese entwickeln sich nun allerdings zum Teil und vor allem von dem Punkte aus, wo die *Vena omphalo-mesenterica* einmündet (Fig. 273, 2), und bildet insonderheit der rechte Ast der *Vena hepatica advehens* der *Umbilicalis* so sich aus, dass bald die *Omphalo-mesenterica* nicht mehr in den Stamm, sondern in diesen Ast sich einsenkt. So wird dann nach und nach ein Verhältnis herbeigeführt, das während der Fötalzeit Geltung hat und das die Schemata Fig. 273, 3 und 4 versinnlichen. Dieselben sollen außerdem auch noch zeigen, wie aus der *Vena omphalo-mesenterica* der Stamm und die Wurzel der Pfortader sich gestalten. Schon in früherer Zeit nimmt diese Vene Wurzeln aus dem Darme auf, die wir als *Vena mesenterica* bezeichnen wollen (Fig. 273, 3). Während nun die eigentliche Vene des Dottersackes in späteren Zeiten nicht mehr wächst und schließlich vergeht, entwickelt sich die *Vena mesenterica* immer mehr und gesellen sich auch die andern Wurzeln der Pfortader dazu und wird so natürlich die *Omphalo-*

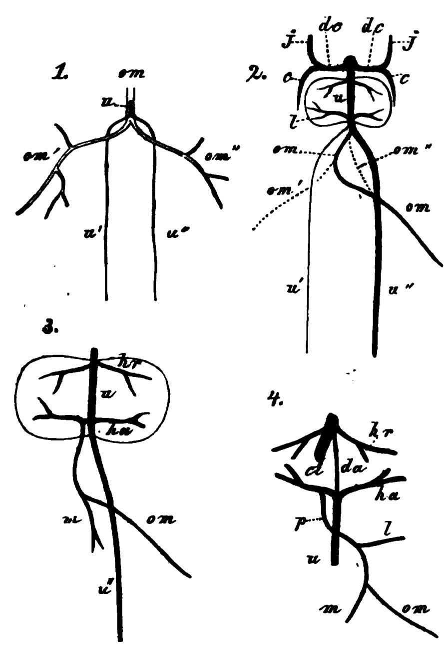


Fig. 273.

Fig. 273. Schemata zur Darstellung der Entwickelung der *Venae omphalo-mesentericae* und *umbilicales*. 1. Aus der Zeit des ersten Auftretens der *Umbilicales* und der Blüte der *Omphalo-mesentericae*. 2. Aus der Zeit des Auftretens der ersten Leberäste und der Verkleinerung der *Omphalo-mesenterica*. 3. u. 4. Aus der Periode des vollkommen eingeleiteten Placentarkreislaufes. *om* in 1. Stamm der *Omphalo-mesenterica*, in 2. 3. bleibende *Omphalo-mesenterica*, in 4. Vene des Dottersackes allein; *om'*, *om''* rechte und linke *Vena omphalo-mesenterica*; *u* Stamm der Umbilikalvenen; *u'*, *u''* rechte und linke *Vena umbilicalis*; *dc Ductus Cuvieri*; *j Jugularis*; *c Cardinalis*; *l* Leber; *ha Hepaticae advehentes*; *hr Hepaticae revehentes*; *m Mesenterica*; *da Ductus venosus Arantii*; *ci Cava inferior*; *p Vena portae*; *l Lienalis*; *m Mesenterica superior*.

mesenterica an der Leber Stamm der Pfortader (Fig. 273, 4), der aber während der ganzen Fötalperiode trotz seiner beständigen Zunahme doch keine überwiegende Bedeutung erlangt, indem eben die Nabelvene, die von Anfang an die mächtigere ist, in ihren Leberästen auch immer mehr an Stärke gewinnt. Erst nach der Geburt, wenn die Nabelvene obliteriert, wird die Pfortader die einzige zuführende Vene der Leber und eignet sich dann die früheren Äste der *Umbilicalis* an, so dass der Anfang des rechten Leberastes der Umbilikalvene nun zum Anfange des linken Astes der Pfortader sich gestaltet.

Vena umbilicalis.

Mit der eben gegebenen Schilderung ist nun auch schon vieles besprochen, was zur Geschichte der *Vena umbilicalis* gehört, und habe ich nur noch folgendes zur Ergänzung nachzutragen. Dass die Nabelvene ursprünglich paarig vorhanden ist, wie die Arterien der Allantois, hat für die Säugetiere Rathke schon vor langer Zeit angegeben und später haben Bischoff und Coste dies bestätigt. Beim Menschen dagegen hat wohl Coste zuerst dieses Verhalten aufgedeckt (l. c., Tab. III, a, in diesem Werke Fig. 257 *uu*). Wie die Allantois im Zusammenhange mit der vorderen Leibeswand sich entwickelt, so sind auch die Nabelvenen ursprünglich nicht bloß Venen der Allantois, sondern auch der vorderen Bauchwand und nehmen ursprünglich, wie ebenfalls Rathke zuerst mitgeteilt, eine große Menge kleiner Venen der besagten Wand auf (Fig. 85). Diese Zweigelchen, die nach Coste auch beim Menschen vorkommen, schwinden später — doch können selbst beim Erwachsenen noch einzelne Reste derselben vorkommen — und ebenso vergeht auch

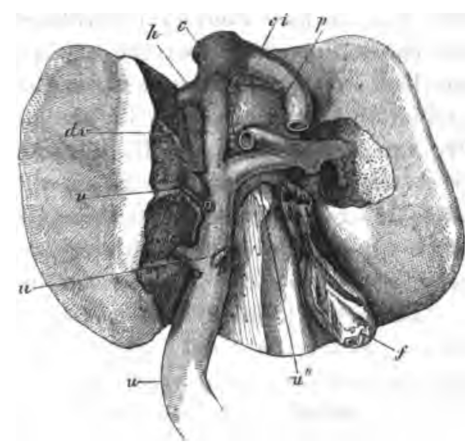


Fig. 274.

Fig. 274. Leber eines reifen Fötus, $^5/_6$ der natürlichen Größe, von unten. Der obere Teil des Spigelschen Lappens, die die linke Furche begrenzenden Teile und ein Teil des rechten Lappens sind entfernt. *u* Stamm der Umbilicalis; *u'* Hauptast derselben zum linken Lappen; *u''* Ast derselben zum rechten Lappen; *u'''* kleinere Äste zum linken Lappen und zum *Lobus quadrangularis; dv Ductus venosus Arantii; p Vena portae*; *ci Cava inferior* an der Leber; *c* Stamm derselben über der Leber; *h* linke Lebervene; *f* Gallenblase.

die eine und zwar die rechte Nabelvene ganz, während die linke Vene nach und nach in die Mittellinie rückt. — In der Leber treibt der gemeinschaftliche Stamm der Nabelvenen (der frühere Stamm der *Omphalo-mesentericae*) bald die zwei schon besprochenen Systeme von zu- und abführenden Venen und spielt dann die Rolle der späteren Pfortader, mit dem Unterschiede jedoch, dass die Nabelvene niemals alles ihr Blut durch die Leber sendet, sondern immer einen Teil desselben durch ihren Stamm direkt dem Herzen, mit andern Worten, der *Cava inferior* übermittelt. Es ist jedoch zu bemerken, dass dieser Stamm später mit der Entwickelung der Leberäste nicht vollkommen gleichen Schritt hält (Fig. 274), so dass während der größten Zeit des Embryonallebens doch das meiste Blut der Nabelvene erst auf dem Umwege durch die Leber das Herz erreicht und der ursprüngliche Stamm eher als ein engerer Verbindungskanal zwischen ihr und der unteren Hohlvene erscheint, der nun *Ductus venosus* heißt (Fig. 274 *dv*). Dass die *Venae hepaticae revehentes* der Umbilikalvene die eigentlichen Lebervenen sind, wird bereits klar geworden sein und ebenso ist auch bekannt, dass der *Ductus venosus* nach der Geburt oblitteriert und nur in einem vom linken Aste der Pfortader zur *Cava* hinziehenden Strange sich erhält.

Ductus venosus.

Körpervenen.

Die ersten Körpervenen, welche im Embryo entstehen, sind die *Venae jugulares* und *cardinales* von Rathke. Beim Hühnchen entstehen die *Venae cardinales* (siehe Fig. 44, 45, 47, 50 *vc*) am Anfange des dritten Tages nach den Gefäßen des Fruchthofes, aber vor der *Allantois* und den *Vasa umbilicalia*, und so wird es sich wohl auch beim menschlichen Embryo verhalten, obschon hierüber nichts Sicheres bekannt ist. Beim Kaninchen sah ich diese Venen am zehnten Tage hinter der Bauchhöhle neben der Aorta in ganz guter Entwickelung (Fig. 256) und vermute, dass sie schon früher vorhanden sind. Es ist dieses erste System von Körpervenen, dessen genauere Kenntnis wir vor allen Rathke, dann auch Coste verdanken, ein sehr zierliches paariges System, dessen einzelne Teile sich folgendermaßen verhalten. Die *Venae jugulares* (Fig. 53 *vj*) entspringen mit vielen Ästchen vom Kopfe besonders aus dem Gehirn und der Schädelhöhle, die sie durch ein Paar Löcher (*Foramina temporalia*) in der Schläfengegend verlassen, laufen dicht hinter den Kiemenfurchen und vor der Gegend des Gehörbläschens nach hinten bis in die Höhe des Herzens, wo sie nach innen sich biegen und mit den Stämmen der *Venae cardinales* die *Ductus Cuvieri* bilden, die rechts und links von der Speiseröhre gegen das Herz verlaufen und mit einem kurzen Stämmchen gemeinschaftlich mit der *Vena omphalo-mesenterica* in die noch einfache Vorkammer sich einsenken. Die *Venae cardinales* entspringen doppelt am hinteren Leibesende, laufen hinter

Ductus Cuvieri.

den Wolffschen Körpern, die Aorta zwischen sich nehmend, nach vorn, um dann, wie schon erwähnt, mit den *Jugulares* sich zu vereinen.

Die genaueren Verhältnisse und die weiteren Entwickelungen dieser zwei Venengebiete sind nun folgende. Die *Venae jugulares* anlangend, so liegen ihre ersten Zweige in der Schädelhöhle und fließen jederseits in einem Gefäß zusammen, das als Anfang des Stammes angesehen werden kann und später als *Sinus transversus* erscheint. Dieses Gefäß verlässt jedoch die Schädelhöhle nicht durch ein *Foramen jugulare*, sondern durch eine besondere, vor der Ohrgegend gelegene Öffnung, welche, wie Luschka gezeigt hat, auch am ausgebildeten knöchernen Schädel noch erhalten sein kann und dann am Schläfenbeine über dem Kiefergelenke liegt. Später verschließt sich diese Öffnung und wird das Blut der Schädelhöhle durch eine nahe am *Ductus Cuvieri* aus dem untersten Ende der primitiven *Jugularis* hervorgesprosste *Jugularis interna* abgeführt, so dass dann die erstere als *Jugularis externa* erscheint. In den Bereich desselben Venengebietes gehören auch 1) die *Venae vertebrales anteriores* von Rathke, die in die *Ductus Cuvieri* sich entleeren und zu den bleibenden *Venae vertebrales* sich gestalten, und 2) die *Venae subclaviae*, die in das Ende der *Jugulares* sich ergießen.

Venae jugulares.

Vertebrales anteriores.

Subclaviae.

Fig. 275.

Die *Venae cardinales* (Fig. 275 *c*) sind wohl in erster Linie die Venen der Urnieren, deren ganzem Verlaufe sie folgen und von denen sie viele Zweigelchen aufnehmen. Außerdem nehmen sie aber auch von der Rückenwand des Rumpfes viele Ästchen auf, die den späteren Interkostal- und Lumbalvenen entsprechen. Mit der Bildung der hinteren

Venae cardinales.

Intercostales. Lumbales.

Fig. 275. Schema der großen Venen aus der Zeit des ersten Auftretens des Placentarkreislaufes und der Körpervenen, beim Menschen etwa aus der vierten Woche. *v* gemeinschaftlicher Venensinus; *dc Ductus Cuvieri; j* primitive *Jugularis; ji Jugularis interna; s Subclavia; c Cardinalis; h* Ende derselben, spätere *Hypogastrica; cr Cruralis; ci Cava inferior; il Iliaca communis; om Omphalo-mesenterica; u Umbilicalis; u'* Stamm derselben an der Leber, dessen Leberäste nicht dargestellt sind.

Cruralis. Extremitäten entstehen an ihren Stämmen auch die *Venae crurales*. Die weiteren Umwandlungen der Kardinalvenen sind bei den Säugetieren und beim Menschen noch nicht hinreichend verfolgt, es scheinen jedoch nach RATHKES Untersuchungen die mittleren Teile der Kardinalvenen später ganz zu vergehen. Die Venen der hinteren Extremitäten und die Schwanzvenen, die ursprünglich die Enden der Kardinalvenen sind, schließen sich dann an die mittlerweile entstandenen *Venae iliacae* an (Fig. 276, 1). Die Lendenvenen ferner vereinen sich teils mit der *Vena cava*, teils mit einem neu entstehenden Stamme, der *Vena vertebralis posterior* von RATHKE, der auch die hinteren Interkostalvenen aufnimmt und durch das sich erhaltende obere Ende der Kardinalvenen in den *Ductus Cuvieri* übergeht. So entsteht dann ein Verhalten der Gefäße, wie dasselbe in dem Schema Fig. 276, 1 dargestellt ist.

Vena vertebralis posterior.

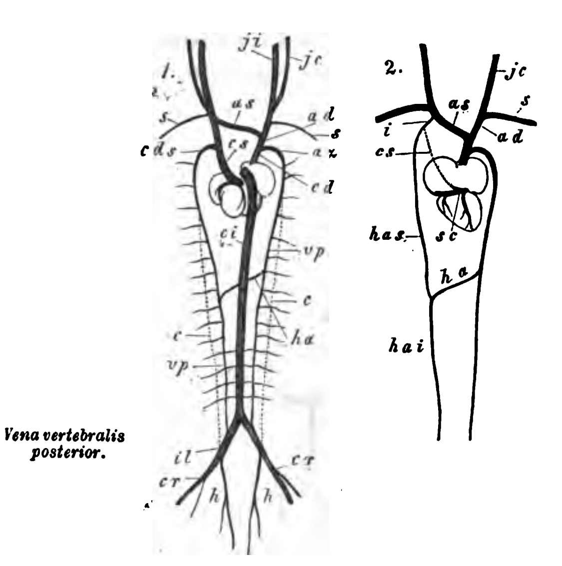


Fig. 276.

Behufs der Schilderung der letzten Umwandlungen der *Venae car-*

Fig. 276. Schema zur Darstellung der Bildung der Venensysteme der *Cava superior* und *inferior*. 1. Ansicht des Herzens und der Venen aus der Zeit des Bestehens zweier oberen Hohlvenen von hinten. *cs Cava superior sinistra*, die mit ihrem Ende Herzvenen aufnimmt; *cds* Stamm der *Cardinalis sinistra*; *cd Cava superior dextra*; *ad Anonyma dextra* (ursprünglich Anfang der rechten *Jugularis*); *as Anonyma sinistra* (Verbindungsast zwischen beiden ursprünglichen *Jugulares*); *az Azygos* (ursprünglich Stamm der *Cardinalis dextra*); *ji Jugularis interna*; *je Jugularis externa*; *s Subclavia*; *c* oblitterierter mittlerer Teil der Kardinalvenen; *vp* statt dessen neu aufgetretene *Vertebralis posterior*, die nun die Lendenvenen und Interkostalvenen zum Teil aufnimmt; *ha* Stamm der *Hemiazygos* (Verbindungsast zwischen beiden *Vertebrales*); *ci Cava inferior*; *il Iliaca communis* (ursprünglich Verbindungsast der *Cava* mit der *Cardinalis*); *cr Cruralis*; *h Hypogastrica* (ursprüngliches Ende der *Cardinalis*).

2. Ansicht des Herzens und der bleibenden Venenstämme mit Andeutung des Schwindens der *Cava superior sinistra* von hinten; *az Azygos*; *ad Anonyma dextra*; *as Anonyma sinistra*; *jc Jugularis communis*; *s Subclavia*; *cs* oblitterierte *Cava superior sinistra*; *i Intercostalis suprema*; *has Hemiazygos superior*; *hai Hemiazygos inferior*; *ha* Stamm der *Hemiazygos*; *sc Sinus coronarius*, die großen Herzvenen aufnehmend (Ende der früheren *Cava superior sinistra*).

dinales haben wir nun vor allem unsern Blick wieder auf die großen Stämme am Herzen zu richten. Wie schon angegeben, münden die *Ductus Cuvieri*, die Abzugskanäle der Jugular- und Kardinalvenen, anfänglich mit der *Vena omphalo-mesenterica*, deren Stelle später von der *Umbilicalis* und endlich der *Cava inferior* eingenommen wird, gemeinschaftlich in den Vorhof des Herzens. Später wird dann der kurze gemeinschaftliche Venensinus in den Bereich der Vorkammer gezogen und dann findet man am Herzen drei große Venenmündungen, die beiden *Ductus Cuvieri*, die nun auch obere Hohlvenen heißen, und die *Cava inferior*. Beim Menschen erhalten sich diese zwei oberen Hohlvenen viel länger, als man bis jetzt gewusst hat, und habe ich schon früher ein Herz eines acht Wochen alten Embryo geschildert (Fig. 269), an welchem dieselben beide gleich stark waren (s. auch Fig. 276, 1). Hierbei nimmt jedoch die linke Vene eine andere Stellung an als die rechte und mündet ganz unten und nach links in die Vorkammer ein, nachdem sie vorher auch die Herzvenen aufgenommen hat. Diese obere linke Hohlvene nun vergeht im dritten und vierten Monate, und bildet sich das bleibende Verhältnis der Venen des Systemes der *Cava superior* in folgender Weise. Erstens entsteht eine Verbindung der linken *Jugularis* mit der rechten durch einen kurzen queren Stamm (Fig. 276, *as*), der am Ende des zweiten Monates vorhanden ist. Zweitens löst sich der linke *Ductus Cuvieri* oder die linke *Cava superior* fast ganz auf, mit einziger Ausnahme des Endstückes, welches zum sogenannten *Sinus coronarius* wird, in den die *Vena coronaria cordis magna* und die hinteren Herzvenen sich ergießen. Drittens endlich verbindet sich die linke hintere Vertebralvene hinter der *Aorta* mit der entsprechenden Vene der rechten Seite und wird so zur *Vena hemiazygos*. Die rechte *Vena vertebralis* mit dem Ende der früheren *Cardinalis* ist nun *Azygos* geworden, der *Ductus Cuvieri dexter* obere Hohlvene, das Ende der rechten *Jugularis Anonyma dextra*, der neue Verbindungszweig mit der *Jugularis sinistra Anonyma sinistra*, wie dies alles Fig. 276 versinnlicht. Das obere Ende der *Vertebralis posterior dextra* mit dem Reste der *Cardinalis dextra* erhält sich in sehr verschiedener Form als Stämmchen der oberen Interkostalvenen oder *Hemiazygos superior* und *Intercostalis suprema*. Einen dieser Fälle, wo die *Hemiazygos superior* eine Anastomose der *Hemiazygos inferior* und *Anonyma* darstellt, ist in dem Schema Fig. 276, 2 zu Grunde gelegt. — Fasst man alles Bemerkte zusammen, so ergibt sich, dass dem ganz unpaarigen Systeme der *Vena cava superior* des Erwachsenen ein paariges Venengebiet zu Grunde liegt, und will ich bei dieser Gelegenheit noch darauf aufmerksam machen, dass bei manchen Säugetieren zeitlebens zwei obere Hohlvenen sich erhalten, sowie dass auch

Cavae superiores.

Sinus coronarius.

Hemiazygos.

Azygos.

Anonymae.

beim Menschen in seltenen Fällen eine *Cava superior sinistra* gefunden wird, in welch letzterer Beziehung besonders Arbeiten von Marshall (Phil. Trans., 1859) und von W. Krause (siehe Henles Anatomie) zu vergleichen sind.

Cava inferior. Es erübrigt endlich noch die Bildung der unteren Hohlvene zu besprechen, welche von all den geschilderten primitiven Venenstämmen zuletzt entsteht. Wenn die Kardinalvenen die Venen der Wolffschen Körper sind, so kann man die *Cava inferior* die Vene der Nebennieren, Nieren und inneren Geschlechtsorgane heißen. Ihre Bildung fällt beim Menschen zwischen die vierte und fünfte Woche und erscheint dieselbe als ein kürzerer Stamm zwischen den Wolffschen Körpern und hinter der Leber, der vorn mit dem Stamme der Umbilikalvene zusammenmündet und hinten jederseits durch einen hinter den Wolffschen Körpern gelegenen Ast mit den Kardinalvenen sich verbindet, da, wo dieselben von außen die kleine Extremitätenvene aufnehmen (Fig. 276). Über die erste Entstehung der Hohlvene gibt Rathke an, dass dieselbe gleichsam von der Leber aus rückwärts auswachse. Zuerst entstehe der Stamm, dann ein Paar Äste, die am inneren Rande der Wolffschen Körper rückwärts verlaufen und Ästchen von diesen und der Niere empfangen. Darauf bilde sich der Stamm über diese Äste hinaus nach hinten fort und gehe dann die erwähnte Anastomose mit den Kardinalvenen ein, während zugleich ein neuer Seitenast von den Wolffschen Körpern und den Geschlechtsorganen her entstehe. Mit dem Schwinden der Wolffschen Körper und des mittleren Teiles der Kardinalvenen erscheinen dann die Enden dieser, die *Vena hypogastrica* und die Schenkelvene, als Äste der *Cava*, deren zwei Schenkel zu den *Venae iliacae communes* sich gestalten. Zugleich wird das vordere Ende der *Cava* immer weiter und bald zum Hauptgefäße, in das dann das Ende der Nabelvene oder der *Ductus venosus* als Ast einmündet, wobei jedoch zu bemerken ist, dass selbst noch am Ende des Fötallebens die *Cava inferior* eigentlich kaum stärker ist als der *Ductus venosus* (Fig. 274), so dass man den kurzen Stamm der *Cava* über der Leber auch jetzt noch mit Recht als Ende der *Umbilicalis* bezeichnen könnte, insofern wenigstens, als die Lebervenen zum Bereiche der *Umbilicalis* gehören.

Peripherische Gefäße. Ich füge nun noch einige Worte über die peripherischen Gefäße bei. Die Untersuchung junger Embryonen lehrt, dass ursprünglich in allen Organen ebenso wie anfänglich im Fruchthofe ein zusammenhängendes Netz von Gefäßen mit einigen wenigen zu- und ableitenden größeren Kanälen vorhanden ist, welche Röhren alle ursprünglich den Bau von Kapillaren haben. So verhalten sich die Hüllen des zentralen Nervensystemes, des Auges, die Leber (s. Fig. 259 und Fig. 7 und 11

meiner Embryol. Mitt. in d. Hallenser Festschrift), die eben hervorsprossenden Extremitäten, wie ich im Hinblicke auf G. Ruge (Morph. Jahrb., 1884, S. 386) besonders betone, die Knochen, die Haut u. s. w. Erst in zweiter Linie bilden sich dann im arteriellen Gebiete selbständige Bahnen weiter aus und treten die Anastomosen in den Hintergrund, während bei den Venen die ursprünglichen Verbindungen reichlich sich erhalten. Ich stehe daher wesentlich auf der Seite von W. Krause, der die Varietäten der Arterien durch abnorme Entwickelung normaler Anastomosen erklärt (Henles Anat., 1868, Bd. 3, S. 204 u. 267), nur möchte ich diese Anastomosen nicht als von Hause aus arterielle bezeichnen.

Kreislauf des Fötus.

Nach Beschreibung der Entwickelung der Blutgefäße erscheint es nun zweckmäßig, noch mit einigen Worten des Kreislaufes im Fötus zu gedenken. Die Embryologie unterscheidet gewöhnlich zwei Formen oder Stadien des Kreislaufes im Fötus, einmal den ersten Kreislauf oder den des Fruchthofes und Dottersackes und dann den zweiten Kreislauf, der auch der Placentarkreislauf heißt, es ist jedoch hinreichend klar, dass zwischen diesen beiden Endgestaltungen eine Menge Übergänge sich finden. Es würde uns zu weit führen und auch ziemlich nutzlos sein, wollten wir diese Zwischenstufen jetzt, nachdem wir dieselben alle ausführlich anatomisch abgehandelt, auch noch vom physiologischen Standpunkte aus betrachten, und begnüge ich mich daher, da der erste Kreislauf schon geschildert ist (s. § 9), mit einer kurzen Darstellung des Placentarkreislaufes, wie er vom Anfange des dritten Monates an bis zum Ende des Fötallebens gefunden wird. Das Eigentümliche dieses Kreislaufes, verglichen mit dem Kreislaufe der nachembryonalen Zeit, liegt darin, dass bei demselben ein zweiter Kreislauf, analog dem Lungen- oder kleinen Kreislaufe, fehlt, und dass somit alle vier Abteilungen des Herzens für den Körperkreislauf nutzbar gemacht werden. Um dieses bei der stattfindenden gleichmäßigen Ausbildung aller Abschnitte des Herzens zu ermöglichen, mussten Einrichtungen geschaffen werden, um erstens auch dem linken Herzen, dem von den Lungen her eine kaum nennenswerte Blutmenge zukommt, eine gehörige Zufuhr zu verschaffen, und zweitens das Blut des rechten Herzens in die Körpergefäße abzuleiten. Zur Verwirklichung dieser Bedingungen finden wir nun beim Fötus erstens eine Öffnung in der Scheidewand der Vorkammern, das *Foramen ovale*, und eine solche Klappeneinrichtung an der *Cava inferior*, dass dieselbe ihr Blut fast ganz in den linken Vorhof überführt, und zweitens eine Verbindung der *Arteria pulmonalis* mit der *Aorta descendens* durch den sogenannten *Ductus Botalli*, welcher den Abfluss des Blutes der rechten Kammer mit Ausnahme des wenigen,

was zu den Lungen geht, in die Körperarterien und zwar der hinteren Rumpfteile gestattet (Fig. 277). Aus diesem Verhalten der Arterie des rechten Herzens ergibt sich nun auch, dass die Leistungen desselben für die Gesamtzirkulation ebenso groß sind wie die der linken Kammer, und erklärt sich so die gleiche Muskelstärke der Kammern beim Fötus.

Fernere Eigentümlichkeiten der fötalen Zirkulation liegen nun in dem Umstande, dass der Embryo im Mutterkuchen ein außerhalb seines Leibes befindliches Organ besitzt, das, man mag nun die Funktion der *Placenta* ansehen, wie man will, auf jeden Fall die Rolle eines Ernährungsorganes im weiteren Sinne spielt. Soll der Fötus wachsen und gedeihen, so ist eine ununterbrochene freie Verbindung mit der *Placenta*, eine beständige Wechselwirkung des fötalen und mütterlichen Blutes in derselben nötig. Diese Beziehungen nun werden unterhalten durch die zwei mächtigen *Arteriae umbilicales*, die das Fötalblut in die *Placenta* hineinsenden, und durch die *Vena umbilicalis*, die von derselben wieder in den Embryo geht. Interessant, jedoch leider noch nicht nach allen Seiten physiologisch aufgeklärt ist nun das Verhalten dieser Vene zur Leber, indem dieselbe ihr meistes Blut in die Leber abgibt und so gewissermaßen eine fötale Pfortader darstellt, während nur ein geringerer Teil desselben durch den *Ductus venosus* direkt ins Herz abfließt. Man vermutet mit Recht, dass diese Einrichtung das Zustandekommen besonderer chemischer Vorgänge im Lebergewebe und im Blute der Nabelvene selbst ermöglicht und vielleicht auch für die Blutzellenbildung von Bedeutung ist, doch fehlen annoch sichere Thatsachen, um diese Vermutungen in bestimmtere Worte kleiden zu können. — Da der Fötus kein eigentliches Atmungsorgan besitzt und auch die Funktionen seiner Organe lange nicht dieselben sind wie beim Erwachsenen, so mangelt demselben auch jene Verschiedenheit des Blutes in verschiedenen Bezirken, die wir mit dem Namen arteriell und venös bezeichnen. Nichtsdestoweniger würde man sehr irren, wenn man das Blut des Fötus als überall gleich beschaffen ansehen wollte. Die hier vorkommenden Extreme sind einerseits das Blut der Nabelvene, das als das zur Unterhaltung des Wachstumes tauglichste erscheint, und anderseits das

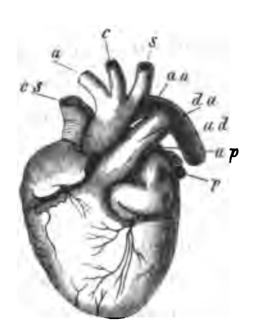


Fig. 277.

Fig. 277. Herz eines reifen Embryo, etwa um die Hälfte verkleinert, von vorn und etwas von links her. *cs Cava superior; a Anonyma; c Carotis sinistra; s Subclavia sinistra; ao* Ende des *Arcus aortae; da Ductus arteriosus Botalli; ad Aorta thoracica; ap* linke *Pulmonalis; p* linke *Venae pulmonales.*

Blut der Körpervenen, von welchem das Entgegengesetzte zu sagen ist, und können wir diese beiden Blutarten, ohne jedoch auf diese Benennung ein zu großes Gewicht zu legen, immerhin als Arterien- und Venenblut des Embryo bezeichnen. Verfolgen wir nun, wie bei der geschilderten Einrichtung des Herzens und der großen Arterien die Verteilung der beiden Blutarten sich macht, so finden wir, dass mit einziger Ausnahme der Leber, und selbst diese nicht ganz, wenn man das Blut der kleinen *Arteria hepatica* und der *Vena portae* mit berücksichtigt, kein Teil des Körpers reines Arterien- oder Umbilikalvenenblut erhält. Denn das Blut der Nabelvene kommt nur gemengt mit dem Venenblute der unteren Hohlvene und der Pfortader ins Herz. Aber auch das so gemischte Blut kommt nicht allen Teilen des Körpers ganz gleichmäßig zu statten, vielmehr finden wir, dass dasselbe, weil es fast ganz in die linke Vorkammer übergeht, vorzugsweise durch die großen Äste der *Aorta* dem Kopfe und den oberen Extremitäten zu gute kommt. Der Rumpf und die unteren Extremitäten erhalten durch die *Art. pulmonalis* einmal das rein venöse Blut der oberen Hohlvene und dann von gemischtem Blute erstens das wenige, was von der unteren Hohlvene nicht in die linke Kammer übergeht, und zweitens das, was durch das Ende des Bogens der *Aorta* vom Blute des linken Herzens für die *Aorta descendens* übrigbleibt. Somit ist die obere Körperhälfte mit Bezug auf ihre Ernährung besser daran als die untere, und erklärt man auch hieraus, dass dieselbe in den früheren Perioden in der Entwickelung stets voran ist. Später gestalten sich nun freilich die Verhältnisse allmählich etwas günstiger für die unteren Körperteile, dadurch, dass einmal das *Foramen ovale* langsam enger wird und so immer mehr Blut der *Cava inferior* für die rechte Kammer übrigbleibt, und zweitens durch Erweiterung des Endes des eigentlichen *Arcus aortae* und Verengerung des *Ductus Botalli*, welche letztere mit der Zunahme der Blutzufuhr zu den Lungen in Verbindung steht.

Die Umwandlung des fötalen Kreislaufes in den bleibenden geschieht nach der Geburt fast mit einem Schlage. Die Umbilikalvene und die Nabelarterien oblitterieren wohl vorzüglich durch Bildung von Blutpfröpfen in denselben, was vielleicht auch vom *Ductus venosus* gilt. Was dagegen den *Ductus Botalli* und das *Foramen ovale* anlangt, so sind es hier besondere Wachstumsphänomene, die ich an ersterem Kanale als eine Wucherung der Arterienhaut nachgewiesen habe, welche zugleich mit der Änderung des Blutlaufes, den die Atmung bedingt, den Verschluss herbeiführen. Der *Ductus Botalli* schließt sich übrigens viel rascher als das *Foramen ovale*, das, wie bekannt, auch sehr häufig zeitlebens wegsam bleibt, so jedoch, dass, vermöge der Lage und

Größe der *Valvula foraminis ovalis*, sein Offenstehen keinen Nachteil bringt.

Lymphgefäße. Von der Entwickelung der Lymphgefäße ist bis jetzt nur das Wenige bekannt, was ich von den Anfängen dieser Kanäle bei Froschlarven mitgeteilt habe (s. Gewebel. 5. Aufl.), und hat auch dieses mehr histologisches als morphologisches Interesse. Den *Ductus thoracicus* fand ich vor kurzem bei menschlichen Embryonen von acht Wochen einfach in der Brusthöhle, doppelt in der Gegend des *Hiatus aorticus*. Von den

Lymphdrüsen. Lymphdrüsen weiß man, dass sie erst um die Mitte der Fötalzeit erscheinen. Nach Breschet sind dieselben anfänglich einfache Lymphgefäßplexus (*Le système lymphatique*, Paris 1836, S. 185) und nach Engel gehen dieselben aus sprossentreibenden und vielfach sich windenden Lymphgefäßen hervor (Prag. Viertelj., 1850, II, 111).

Lymphgefäße des Hühnchens. Über die Lymphgefäße des Hühnchens verdanken wir A. Budge neue Mitteilungen. Derselbe beschreibt ein lymphgefäßartiges Kanalsystem im Mesoderm der *Area opaca* von Hühnerembryonen (His und Braunes Archiv, 1880, Taf. XIV), das mit der Amnionhöhle in Verbindung stehen solle. Offenbar sind dieselben Räume gemeint, die bereits His als Lymphräume gedeutet hat (Unters., S. 203 u. fg., Taf. VIII, IV, 2 links, Taf. IX, Fig. 8, 13, 14) und die auch meine Fig. 93 (Entw. 2. Aufl.) zeigt. Ganz dieselben Spalträume finde auch ich im Mesoderm der *Area opaca* junger Kaninchenembryonen, vor allem hinter dem Embryo, und lässt sich hier leicht verfolgen, dass dieselben mit der Coelomspalte zwischen Haut- und Darmfaserplatte zusammenhängen. Dasselbe gilt auch für das Hühnchen und ist eine Verbindung dieser Räume mit der vom Ektoderm ausgekleideten Amnionhöhle wohl sehr zweifelhaft.

Lymphherzen des Hühnchens. Ist eine Deutung dieser Lücken als Lymphräume, wenn auch möglich, doch zweifelhaft, so gilt nicht dasselbe von den von A. Budge bei älteren Hühnerembryonen in der *Allantois* gefundenen Lymphgefäßen, die ich durch die Präparate desselben kenne, an welche Beobachtung sich die schöne Entdeckung von zwei pulsirenden Lymphherzen der Sakralgegend von älteren Hühnerembryonen (vom zehnten Tage an) anreiht, die die Lymphgefäße der *Allantois* aufnehmen, später vergehen und bei erwachsenen Tieren nicht mehr zu finden sind (Zentralbl. f. d. med. Wiss., 1881, No. 34; His und Braunes Arch., 1882, Taf. XIX).

VIII. Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane.

§ 49.

Harnorgane.

Als Harnorgane treten beim Embryo zweierlei Apparate auf, die man als embryonale und bleibende, primäre und sekundäre bezeichnen kann. Zu den ersteren gehört die Urniere (Primordialniere oder Wolffscher Körper) mit ihrem Ausführungsgange, dem Wolffschen Gange, welcher in den Teil der Allantois oder des Harnsackes mündet, der, im Leibe des Embryo gelegen, anfangs den Namen Harngang, *Urachus*, führt (s. oben S. 72). Dieser *Urachus* mündet in den Teil des Enddarmes, der die Kloake heißt, später jedoch in zwei Teile sich trennt, von denen der vordere unter dem Namen *Canalis* oder *Sinus urogenitalis* eine besondere Ausmündung des Harn- und Geschlechtsapparates darstellt. Die bleibende oder sekundäre Niere entwickelt sich aus dem Ausführungsgange der Urniere oder dem Wolffschen Gange und ergeben sich somit die beiderlei Harnorgane als Teile eines und desselben Systemes.

Urniere.

Im folgenden besprechen wir zunächst die Urniere, soweit als ihre Umbildungen nicht mit den Geschlechtsorganen in Beziehung stehen, und dann die bleibende Niere.

Es ist im früheren schon zu wiederholten Malen von der Urniere oder dem Wolffschen Körper des Hühner- oder Säugetierembryo die Rede gewesen und bringe ich daher hier nur die Haupterscheinungen in Erinnerung. Zuerst entsteht der Urnierengang durch die Ablösung einer Zellenmasse der Seitenplatten da, wo dieselben an die Urwirbel angrenzen (S. 46, Fig. 29; Fig. 43; Fig. 55, 57, 58 vom Hühnchen; Fig. 96 vom Kaninchen), welcher Strang anfänglich ganz und gar solid ist und erst nachträglich eine Höhlung erhält. Dieser Gang, der beim Hühnchen in der zweiten Hälfte des zweiten Tages, beim Kaninchen am Ende des achten oder am Anfange des neunten Tages auftritt, erscheint zuerst in der Gegend der vorderen (vierten bis fünften) Urwirbel und entwickelt sich von hier aus rasch nach hinten, so dass er beim Hühnchen schon am Ende des zweiten Tages eine ansehnliche Länge besitzt und fast bis zu den letzten nun vorhandenen Urwirbeln sich erstreckt. Im Zusammenhange mit diesem Gange bildet sich nun beim Hühnchen am dritten und vierten, beim Kaninchen am neunten und zehnten Tage eine zierliche einfache kammförmige Drüse, die in

Fig. 278 vom Hundeembryo nach BISCHOFF dargestellt ist. Dieselbe erstreckt sich von der Lebergegend bis zum hinteren Ende der Abdominalhöhle und besteht aus einem an der lateralen Seite gelegenen Gange, dem WOLFFschen Gange, und vielen Querkanälchen, die auf den ersten Blick den Urwirbeln entsprechen, jedoch, wenigstens bei den Säugetieren, zahlreicher sind als diese.

In dieser einfachsten Form verharrt jedoch die Drüse nicht lange, vielmehr bildet sich dieselbe bald zu einem kompakten, blutreichen,

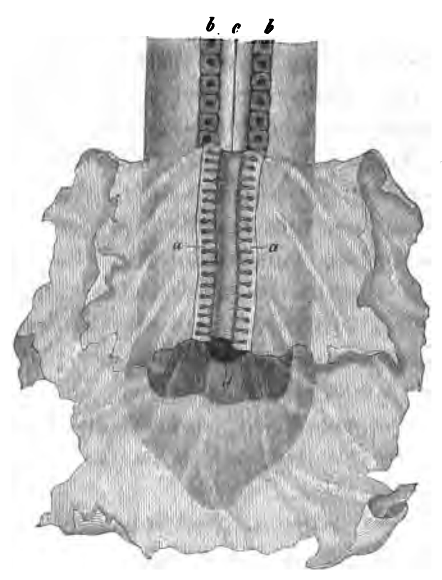


Fig. 278.

rötlichen Organe um, das den wesentlichen Bau der bleibenden Niere besitzt und nebst zahlreichen geschlängelten weiten Drüsenkanälchen, in denen REMAK und ich vor Jahren bei Eidechsenembryonen Flimmerung beobachtet haben, echte MALPIGHIsche Körperchen besitzt. Ein früheres Stadium dieser Umbildung zeigen vom Menschen Fig. 141 und 257, spätere mehrere bei den Geschlechtsorganen zu findende Abbildungen von Rindsembryonen und vom Menschen.

Fig. 278. Hinteres Ende eines Hundeembryo mit hervorsprossender Allantois. Das sogenannte Gefäßblatt und das Darmdrüsenblatt oder die Anlage des Darmes und die benachbarten Teile des Dottersackes sind zurückgeschlagen, um die *Corp. Wolffiana* zu zeigen. Vergr. 10mal Nach BISCHOFF. *a* WOLFFsche Körper mit dem Ausführungsgange und den einfachen blinden Kanälchen; *b* Urwirbel; *c* Rückenmark; *d* Eingang in die Beckendarmhöhle.

Die erste Entwickelung der Querkanälchen der Urniere anlangend, so entstehen dieselben unabhängig vom Urnierengange aus den Mittelplatten. Beim Kaninchen (ich, Egli), bei Reptilien (Braun) und beim Hühnchen (Fürbringer) entwickeln sich an der ventralen und medialen Seite des Wolffschen Ganges aus den Mittelplatten oder, wie man wohl mit demselben Rechte sagen kann, aus der zelligen Auskleidung der Peritonealhöhle in erster Linie in einer Reihe hintereinander gelegene solide zapfen- oder birnförmige Gebilde, die Urnierenstränge (Fig. 123—125 m. Entw., 2. Aufl.), welche bald vom Peritonealepithel sich lösen (Fig. 43, 47) und dann eine Höhlung erhalten, in welchem Zustande dieselben mit Rathke Urnierenbläschen oder mit Braun Segmentalbläschen heißen können. Weiter setzen sich diese Bläschen und der Wolffsche Gang in Verbindung, worauf denn die ersteren, in *S*-förmig gebogene Schläuche umgewandelt, in derselben Weise wie in der Niere Malpighische Körperchen erzeugen. Indem ferner die einzelnen Drüsenschläuche stark in die Länge wachsen und vielfach sich schlängeln und zugleich durch eine gemeinschaftliche mesodermatische Umhüllung alle zusammen vereinigt werden, entsteht schließlich das einheitliche Organ, das oben als Urniere beschrieben wurde.

Der Urnierengang, der, wie wir oben sahen, von vorn nach hinten sich bildet, erreicht beim Kaninchen am elften Tage den *Sinus urogenitalis* und öffnet sich in denselben (Fig. 280). Hierbei liegt sein unterstes Ende jederseits in einem Vorsprunge der hinteren Bauchwand, der *Plica urogenitalis* von Waldeyer (Fig. 279), welcher mit der Zeit immer länger und vorstehender wird und ganz unten mit demjenigen der andern Seite verschmilzt.

Außer der Urniere kommt bei den amnionlosen Wirbeltieren noch ein nierenähnliches Organ, die Vorniere (W. Müller) vor, von der Rudimente durch Balfour, Sedgwick und Gasser-Siemerling auch bei den Vögeln gefunden wurden.

Wir verlassen nun für einmal die Urnieren, um bei den Geschlechtsorganen wieder zu denselben zurückzukehren, und wenden uns zu den bleibenden Nieren.

Niere.

Die Niere entsteht sowohl beim Hühnchen als bei Säugetieren als eine hohle Sprosse des Wolffschen Ganges dicht über seiner Einmündung in die Kloake und zeigt Fig. 280 eine sehr junge Nierenanlage des Kaninchens.

In weiterer Entwickelung wächst der Nierengang oder die Nierenanlage in die Länge, zerfällt bald in eigentliche Niere und in *Ureter,* und rückt erstere immer mehr an dem Wolffschen Gange in die Höhe, bis sie hinter den untersten Teil der Urniere zu liegen kommt, von wo aus

sie schließlich so weit heraufrückt, dass sie am Ende dem obersten Teile der Wolffschen Körper gleichsteht. Gleichzeitig mit diesem Vorgange ändern sich auch die Beziehungen des Ureters zum Wolffschen Gange und trennen sich zuletzt beide Gänge voneinander, wobei der Ureter vor den Wolffschen Gang zu liegen kommt. Der primitive Nierengang selbst treibt in weiterer Entwickelung zuerst einige wenige

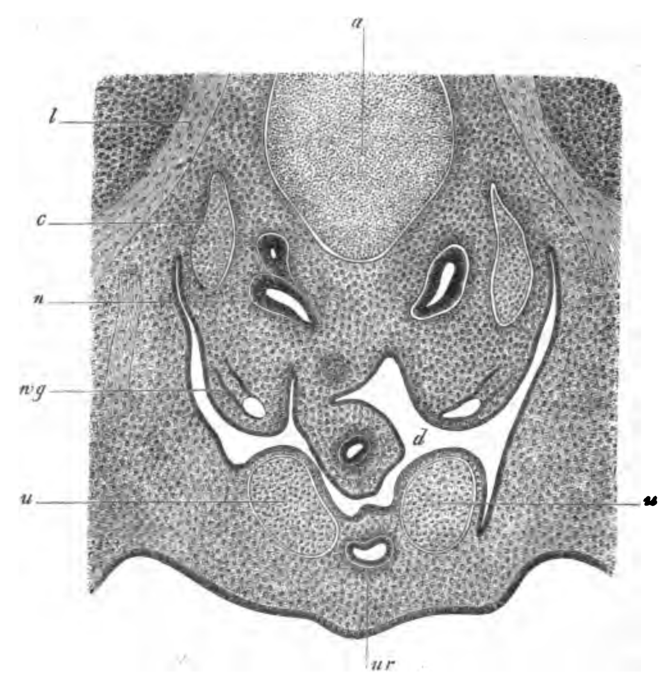
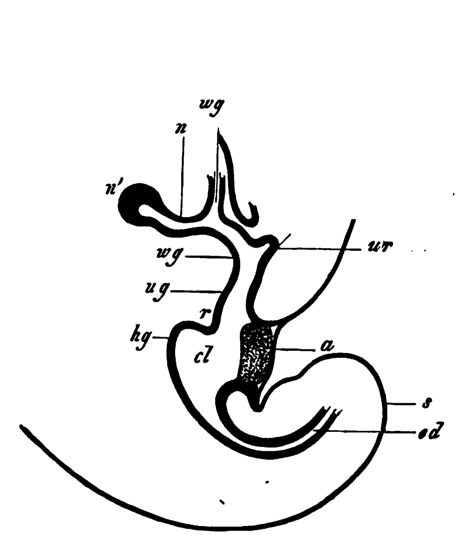


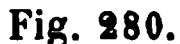
Fig. 279.

(Fig. 281) und dann immer mehr hohle Sprossen, und während dies geschieht, treten auch an den Enden derselben die Malpighischen Körperchen auf. Hierbei schlängeln sich die hohlen Endsprossen, indem sie weiter wuchern, *S*-förmig, und zugleich sammelt sich um diese Schlängelungen die mesodermatische Umhüllung der Niere in so reichlichem Maße an, dass das Ganze bei kleinen Vergrößerungen wie ein birnförmiger, ovaler oder mehr kugeliger Körper erscheint, den ich mit dem Namen

Fig. 279. Teil eines Querschnittes durch das hintere Rumpfende eines Kaninchens von 14 Tagen, 49mal vergr. *a Aorta*, dahinter die Chorda; *c Vena cardinalis*; *n* Teil der Nierenanlage auf der einen Seite mit zwei Ampullen; *wg* Wolffscher Gang, jetzt noch ohne Müllerschen Gang in der *Plica urogenitalis* gelegen; *l* Lumbalnerv; *u Arteriae umbilicales*; *ur Urachus*; *d* Dickdarm.

»Nierenknospe« (*Pseudoglomeruli*, Colberg) bezeichne (Fig. 282 *m*). An einer solchen Knospe nun wird die Endwindung dadurch zum Malpighischen Körperchen, dass sie nach und nach zu einer gekrümmten Platte von der Form einer Kugelschale sich auszieht und den Teil der zelligen Scheide, der an ihre Konkavität angrenzt, der zugleich mit-




Fig. 280.

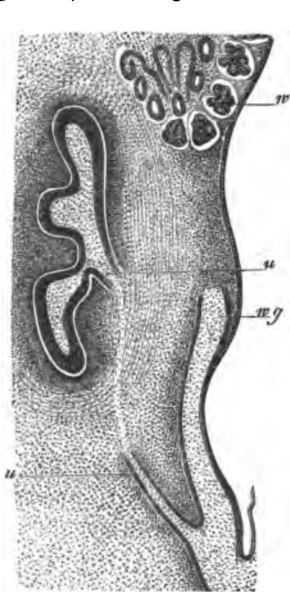


Fig. 281.

wuchert und zu einem kugeligen Gebilde sich umwandelt, umwächst. Ein solchergestalt umgebildetes Harnkanälchen, wie es Fig. 283 in den ersten Stadien darstellt, lässt sich mit einem tief ausgehöhlten doppeltblätterigen Löffel vergleichen, der eine sehr platte, spaltförmige Höhle enthielte, dessen Stiel anfangs tief in die Höhle eingedrückt wäre und

Fig. 280. Sagittalschnitt durch das hintere Leibesende eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 10 Stunden, 45mal vergr. *wg* Wolffscher Gang; *n* Nierengang; *n'* Anlage der Niere; *ug Sinus urogenitalis; ur* Urachusanfang; *cl* Kloake; *hg* Gegend, wo in der Medianebene, der Hinterdarm in die Kloake mündet; *ed* postanaler Teil des Enddarmes; *a* After oder Kloakenspalte; *s* Schwanz; *r* Perinealfalte.

Fig. 281. Sagittalschnitt durch die Nierengegend eines Kaninchenembryo von 14 Tagen. Vergr. 60 mal. *n* Anlage der Niere samt ihrer Umhüllung; *u* Ureter; *wg* Wolffscher Gang, der mit dem Ureter zusammen in einen weiteren Kanal ausmündet, der, wie andere Schnitte lehren, schon am 12. Tage als seitlicher Anhang der Kloake erscheint und als letztes Ende des Wolffschen Ganges anzusehen ist; *w* unterster Teil der Urniere. Breite des Wolffschen Ganges 57—70 μ, des Ureters 22—23 μ, des beiden gemeinschaftlichen Raumes 0,14 mm.

später mit dem Rande derselben sich verbinden würde, oder auch (TOLDT) mit einer gestielten Kautschukblase, deren eine Wand an die andere angedrückt wäre.

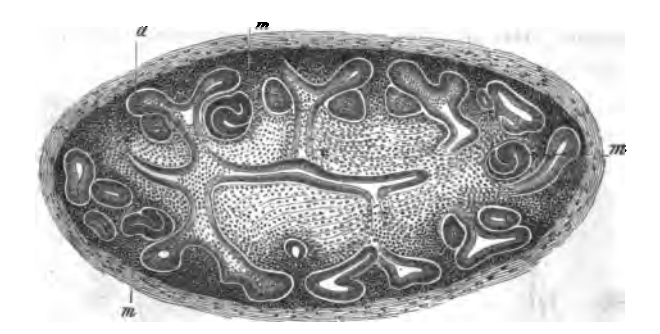


Fig. 282.

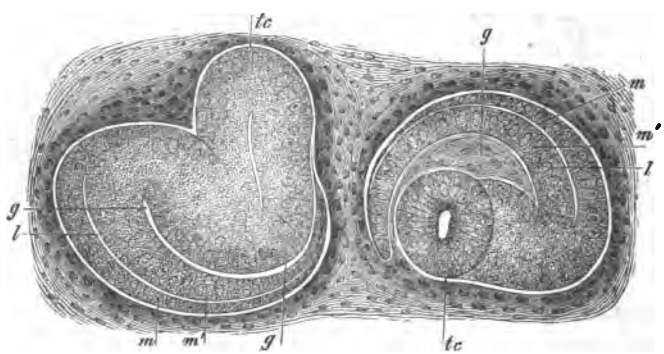


Fig. 283.

Einmal gebildet, erhalten die MALPIGHIschen Körperchen ihre Vollendung dadurch, dass das Harnkanälchen die in seiner Aushöhlung liegende Glomerulusanlage, die früh Blutgefäße erhält, immer mehr umwächst, so dass am Ende nur noch die Zutrittsstelle der Gefäße offen

Fig. 282. Sagittalschnitt der Niere eines Kaninchens von 16 Tagen. Vergr. 63mal. *a* hohle Endsprossen des Ureters oder Ampullen; *m* Anlagen der MALPIGHIschen Körperchen. Länge der Niere 1,16 mm, Breite 0,54 mm; Breite der Ampullen 48—59 μ.

Fig. 283. Zwei Nierenknospen eines Kaninchens von 1,7 cm Länge (16.—17. Tag). 400mal vergr. *tc* Harnkanälchen, das von einer Ampulle aus zur Nierenknospe geht (späterer Stiel des M.schen Körperchens); *l, m, m'* Anlage des MALPIGHIschen Körperchens; *l* Höhlung dieser Anlage; *m* Anlage des Epithels der MÜLLERschen Kapsel; *m'* Anlage des Epithels auf dem *Glomerulus; gg* Bindesubstanzlage, die später zum *Glomerulus* wird, an der linken Knospe irrthümlich als Spalte dargestellt.

bleibt, während anderseits der Stiel passiv vom Rande an die Seite der Kugelschale rückt und schließlich den dem Eintritte der Gefäße gegenüberliegenden Pol erreicht. Die Harnkanälchen, die zu den eben angelegten *Glomeruli* führen, sind anfänglich ungemein einfach, bald aber beginnen dieselben zu wachsen und sich zu schlängeln und liefern später die gewundenen Kanälchen beider Ordnungen und die Henleschen Schleifen. Je mehr Harnkanälchen, Malpighische Körperchen und gewundene Kanälchen entstehen, um so dicker wird die Rindenlage. Zugleich nimmt aber auch die Zahl der Sammelröhren je länger je mehr zu und zwar dadurch, dass immer mehr peripherische Teile in deren Bereich gezogen werden. Es gehen nämlich die Harnkanälchen, die Malpighische Körperchen liefern, lange Zeit hindurch mit ihren Anfängen in Sammelröhren über, und so entsteht nach und nach die Marksubstanz des Organes, deren volle Ausbildung in eine spätere embryonale Zeit fällt.

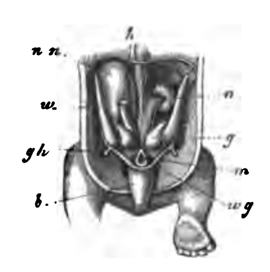


Fig. 284.

Niere des Menschen.

In betreff der Niere des Menschen merke ich noch folgendes an. In der vierten Woche traf ich bei einem Embryo von 8 mm die Niere in demselben primitiven Stadium, das in Fig. 280 vom Kaninchen dargestellt ist (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, Taf. XI, Fig. 8). Der einfache Nierenkanal samt seiner Mesodermhülle war 0,46 mm lang und am Ende 0,21 mm breit, während das Epithelrohr am Ende 0,10 mm Breite besaß. Der Kanal scheint direkt in den 0,31 mm breiten *Sinus urogenitalis* zu münden, doch ist sein Ende wohl als Wolffscher Gang zu deuten. Bei einem zweiten Embryo zwischen der sechsten und siebenten Woche war die Niere 1,83 mm groß, bohnenförmig und platt und hatte hinter dem unteren Teile der Urniere ihre Lage. In der achten Woche betrug die Niere 2,5 mm in der Länge und lag noch ganz hinter der großen

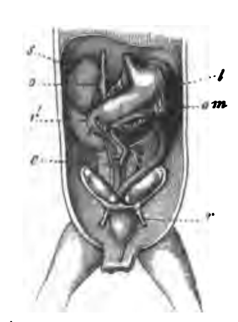


Fig. 285.

Fig. 284. Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo, etwa 2mal vergr.. *nn* rechte Nebenniere; w Urniere; *wg* Ausführungsgang derselben; *n* Niere; *g* Geschlechtsdrüse, hier von etwas auffallender Gestalt; *m* Mastdarm; *gh* Leistenband des Wolffschen Körpers (*Gubernaculum Hunteri* oder *Lig. uteri rotundum*); *b* Blase; *h* untere Hohlvene.

Fig. 285. Ein Teil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *om* großes Netz; *c Coecum; r Lig. uteri rotundum.* Außerdem sieht man Blase, *Urachus, Ovarium, Tuba,* Uterusanlage, Magen, *Duodenum, Kolon.*

Nebenniere (Fig. 284), wogegen im dritten Monate die Niere unterhalb der Nebenniere an der hinteren Bauchwand zum Vorschein kommt (Fig. 285) und von nun an rascher wächst als die Nebennieren. Die schon im zweiten Monate auftretenden Läppchen (ich, TOLDT) bleiben während der ganzen Embryonalperiode bestehen und bilden sich immer deutlicher aus, um nach der Geburt rasch miteinander zu verschmelzen.

Die innere Ausbildung der fötalen menschlichen Niere hat TOLDT verfolgt und derjenigen der Säuger gleich gefunden, weshalb ich nur folgendes hervorhebe.

Schon im zweiten Monate finden sich MALPIGHIsche Körperchen, zum Teil von derselben Größe wie beim Erwachsenen, und haben Mark und Rinde fast gleiche Dicke. Im dritten Monate werden die Papillen deutlich, die Marksubstanz misst 1,54 mm, die Rinde 0,82 mm. Im vierten Monate erkennt man zuerst HENLEsche Schleifen. In Entwickelung begriffene *Glomeruli* fand TOLDT vereinzelt noch am siebenten Tage nach der Geburt, vermisste dieselben dagegen ganz und gar bei einem Kinde von drei Monaten.

Harnblase.

Die Harnblase entsteht aus dem *Urachus* oder dem Stiele der *Allantois*. Beim Menschen entwickelt sich derselbe schon im zweiten Monate mit seinem nahezu untersten Teile zu einem spindelförmigen Behälter, der Harnblase, die durch einen kurzen Gang mit dem Mastdarme sich vereint und an ihrem oberen Ende mit einem anfangs noch hohlen Gange, dem eigentlichen *Urachus*, durch den Nabel in den Nabelstrang eintritt und in demselben mit dem Reste des Epithelialrohres der *Allantois* sich verbindet (s. oben S. 176, 181). Später verengert sich der *Urachus* und schließt sich zuletzt in einer noch nicht genau bestimmten Zeit, nachdem die Allantoisreste schon lange vergangen sind, und bildet das *Ligamentum vesicae medium*. Doch ist die Oblitteration dieses Kanales selten vollkommen, indem nach LUSCHKA selbst noch beim Erwachsenen Reste des Epithelialrohres des *Urachus* vorkommen können (VIRCHOWS Archiv, Bd. 23). Über die Harnblase des Neugeborenen siehe S. 155.

Nebennieren.

An diesem Orte behandle ich auch die Nebenniere, von der schon früher bei Gelegenheit der Entwickelung des *Sympathicus* die Rede war (S. 274). Bei Säugetieren ist die Entwickelung dieses Organes insofern nicht schwer zu verfolgen, als sich ergibt, dass dasselbe selbständig ohne Beziehungen zu irgend andern Teilen in dem vor der Bauchaorta und zwischen den WOLFFschen Körpern hinter dem *Mesenterium* gelegenen Blasteme entsteht. In zwei linienförmigen Zügen nimmt an genannter Stelle das Mesoderm eine besondere Struktur an. Gewisse Zellen desselben ordnen sich zu cylindrischen, netzförmg ver-

bundenen Strängen und zwischen denselben entwickeln sich Blutgefäße in mässiger Zahl, so dass ein Gewebe entsteht, das in manchem an das Leberparenchym von Embryonen erinnert, jedoch viel weniger blutreich ist. Beim Menschen sah ich die Nebenniere in derselben Form wie bei Säugern bei einem Embryo von 15 mm Länge von etwa sechs Wochen.

§ 50.

Geschlechtsorgane im allgemeinen. Geschlechtsdrüsen.

Entwickelung der inneren Geschlechtsorgane im allgemeinen.

Die Schilderung der Entwickelung der Geschlechtsorgane erheischt zwar kein Zurückgehen auf die allerfrühesten Zustände, doch sind es auch wiederum die WOLFFschen Körper, die als Ausgangspunkte dienen, da gewisse Teile der Geschlechtsorgane in innigstem Zusammenhange mit diesen Drüsen, ja selbst aus gewissen Teilen derselben sich hervorbilden. An der medialen vorderen Seite der WOLFFschen Körper und in genauer Verbindung mit ihnen entsteht die Geschlechtsdrüse (Hoden oder Eierstock), welche, soviel man weiß, bei beiden Geschlechtern anfänglich vollkommen gleich beschaffen ist, und gleichzeitig mit dieser Drüse entwickelt sich neben dem WOLFFschen Gange noch ein zweiter Kanal, der sogenannte MÜLLERsche Gang oder der Geschlechtsgang, der ebenfalls in das untere Ende der Harnblase oder den *Sinus urogenitalis* einmündet. Beim männlichen Geschlechte nun vergeht dieser MÜLLERsche Gang später wieder bis auf geringe Überreste (den sogenannten *Uterus masculinus* oder die *Vesicula prostatica*), dagegen tritt die Geschlechtsdrüse mit dem WOLFFschen Gange in Verbindung, welcher zum Samenleiter wird und auch die Samenbläschen entwickelt. Es ergibt sich somit eine ganz merkwürdige Beteiligung der Primordialniere an der Bildung des samenableitenden Apparates; immerhin ist zu bemerken, dass die Drüse selbst dem größten Teile nach mit dem Geschlechtsapparate keine Vereinigung eingeht, sondern zum Teil schwindet, zum Teil in ganz untergeordnete und bedeutunglose Teile, wie die *Vasa aberrantia testis* und das Organ von GIRALDÈS, sich umwandelt. Beim weiblichen Geschlechte sind nun umgekehrt der WOLFFsche Körper und sein Gang ohne allen größeren Belang und verschwinden, wie es scheint, bis auf den Nebeneierstock und gewisse andere Reste ganz und gar, dagegen treten hier die MÜLLERschen Gänge in ihre vollen Rechte ein und erscheinen als das, was sie in der That in der Anlage sind, als Geschlechtsgänge, indem sie mit ihren unteren verschmolzenen Enden zum *Uterus* und zur Scheide und mit den oberen getrennt bleibenden Teilen zu den Eileitern sich umbilden.

MÜLLERscher Gang oder Geschlechtsgang.

Geschlechtsdrüsen.

Nach dieser übersichtlichen Schilderung führe ich nun der Reihe nach die einzelnen Abschnitte der Geschlechtsorgane gesondert vor und beginne mit den Geschlechtsdrüsen. In der fünften, deutlicher in der sechsten Woche gewahrt man beim menschlichen Embryo an der inneren Seite der WOLFFschen Körper und denselben dicht anliegend zwei weißliche Streifen (Fig. 257 *t*), deren weitere Verfolgung bei Embryonen der siebenten und achten Woche bald zeigt, dass dieselben nichts als die Anlagen der Geschlechtsdrüsen sind. Über die Entstehung dieser Streifen ist vom Menschen nichts bekannt. Was dagegen die Säugetiere und die Vögel anlangt, so ist es bei jungen Embryonen leicht, an Querschnitten ihre Bildung zu ermitteln, und zwar ergibt sich, dass dieselben dadurch entstehen, dass das Peritonealepithel in dieser Gegend in einer linienförmigen Stelle, der *Stria germinativa* oder Geschlechtsleiste, sich verdickt und zu dem sogenannten Keimepithel von WALDEYER sich gestaltet, während zugleich das in dieser Gegend gelegene Mesoderm ebenfalls wuchert und gefäßreicher wird.

Keimepithel.

Einmal angelegt, wachsen die anfänglich ganz gleich beschaffenen Anlagen der beiderlei Geschlechtsdrüsen rasch und treten ebenso wie die WOLFFschen Körper immer mehr vor, so dass sie scheinbar in die Bauchhöhle zu liegen kommen; zugleich erhalten beide Organe eine Art Gekröse, das von den WOLFFschen Körpern noch nicht erwähnt wurde. An diesen Organen ist dasselbe breit und niedrig, etwa wie das *Mesocolon ascendens*, dagegen stellt dasselbe an ihrem oberen Ende eine kleine freie, zum *Diaphragma* verlaufende bogenförmige Falte mit zwei oder selbst drei Ausläufern dar, die ich das Zwerchfellsband der Urniere heiße (Fig. 286, *d*), und ist auch an dem Teile des Ausführungsganges, der unterhalb der Drüse liegt, als eine kleine senkrecht stehende Platte nachzuweisen, die später von WALDEYER den Namen *Plica urogenitalis* erhielt. Ferner geht vom WOLFFschen Gange genau am unteren Ende der Drüse eine Bauchfellfalte zur Leistengegend, welche ich das Leistenband der Urniere nenne (Fig. 286, *i*), ein Gebilde, das wir später unter den Namen *Gubernaculum Hunteri* und *Ligamentum uteri rotundum* treffen werden. Was die Geschlechtsdrüsen anlangt, so besitzen dieselben, sobald sie eine nur etwas bedeutendere Entwickelung erlangt haben, eine kleine Bauchfellfalte, die sie mit der Urniere verbindet, die je nach dem Geschlechte Hoden- oder Eierstockgekröse, *Mesorchium* oder *Mesoarium* heißt.

Zwerchfellsband der Urniere.

Leistenband der Urniere.

Mesorchium. Mesoarium.

Hoden und Eierstöcke entsprechen sich ursprünglich in der Form genau (Fig. 286), gegen das Ende des zweiten Monates wird jedoch beim Menschen das erste Organ breiter und verhältnismäßig kürzer, während der Eierstock eine gestrecktere Form beibehält. Zugleich

ändert sich auch die Stellung der Geschlechtsdrüsen in der Art, dass dieselben beim weiblichen Geschlechte mehr schief sich lagern, und ist von dieser Zeit an, d. h. in der neunten bis zehnten Woche, auch von dieser Seite her die Diagnose gesichert. Die weitere Entwickelung besprechen wir nun bei den beiden Drüsen gesondert, doch finde ich mich

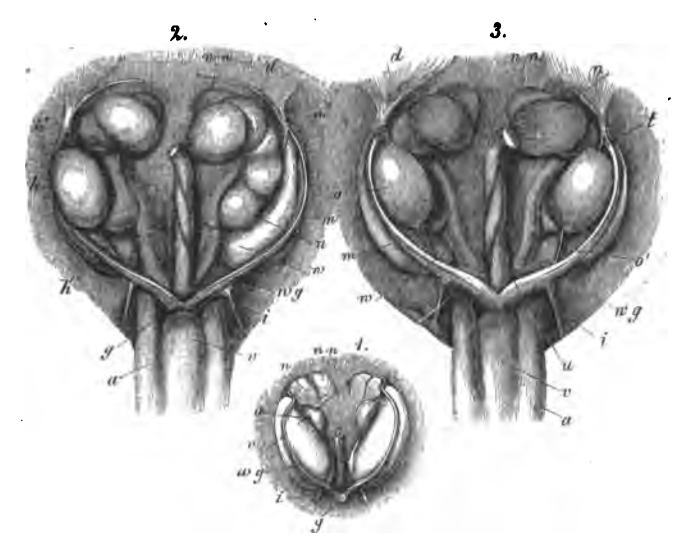


Fig. 286.

nicht veranlasst, auf die äußeren Gestalt- und Größenverhältnisse noch weiter einzugehen, und will ich nur das Wesentliche dessen mitteilen, was über die inneren Strukturverhältnisse ermittelt ist.

Entwickelung des Hodens.

In betreff des H o d e n s gehen meine Erfahrungen dahin, dass, solange als nicht die Geschlechtsdrüse die Anlage einer *Albuginea* und ein niedriges Epithel oder im Innern deutlich gewundene oder einander parallele quere Zellenstränge zeigt, dieselbe in keiner Weise als männ-

Fig. 286. Geschlechts- und Harnorgane von Rindsembryonen. 1. Von einem 1½″ langen weiblichen Embryo, einmal vergrößert. *w* Urniere; *wg* Urnierengang mit dem MÜLLERschen Gange; *i* Leistenband der Urniere; *o* Eierstock mit einer oberen und unteren Bauchfellfalte; *n* Niere; *nn* Nebennieren; *g* Geschlechtsstrang, gebildet aus den vereinigten Urnieren- und MÜLLERschen Gängen. 2. Von einem 2½″ langen männlichen Embryo, nicht ganz 3mal vergr. Der eine Hoden ist entfernt. Buchstaben wie bei 1, außerdem *m* MÜLLERscher Gang; *m′* oberes Ende desselben; *h* Hoden; *h′* unteres Hodenband; *h″* oberes Hodenband; *d* Zwerchfellsband des WOLFFschen Körpers; *a* Nabelarterie; *v* Blase. 3. Von einem 2½″ langen weiblichen Embryo, nicht ganz 3mal vergr. Buchstaben wie bei 1. und 2., außerdem *t* Öffnung am oberen Ende des MÜLLERschen Ganges; *o′* unteres Eierstocksband; *u* verdickter Teil des MÜLLERschen Ganges, Anlage des Uterushornes.

lich zu erkennen ist. Den Bau des Hodens anlangend, ist der wesentlichste Punkt, die Art der Entstehung der Samenkanälchen, noch keineswegs festgestellt, und stehen sich in dieser Beziehung zwei Ansichten diametral gegenüber, indem BORNHAUPT und EGLI dieselben von Wucherungen des Peritonealepithels in das Innere des Organes ableiten, WALDEYER dagegen diese Kanäle vom WOLFFschen Körper aus in die Hodenanlage hineinsprossen lässt. Meinen Erfahrungen zufolge muss ich für einmal die letztere Ansicht für die besser begründete halten, ohne jedoch eine bestimmte Entscheidung abgeben zu können. Außerdem scheint mir eine dritte Möglichkeit noch mehr für sich zu haben und zwar die, dass die Samenkanälchen unabhängig vom Peritonealepithel und den Urnieren im mesodermatischen Gewebe der Geschlechtsleiste entstehen.

Sowie der Hoden dem Baue nach deutlich als sol-

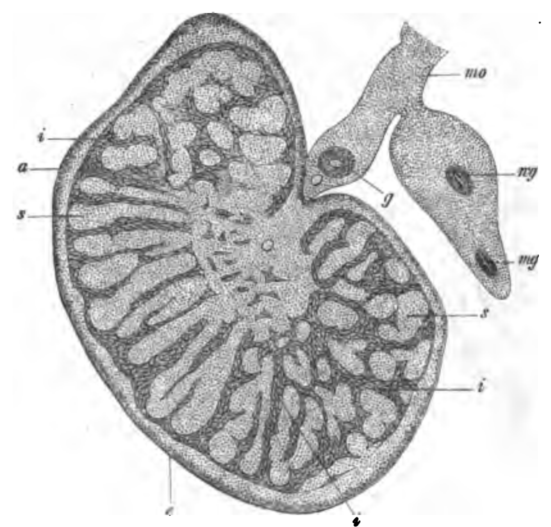


Fig. 287.

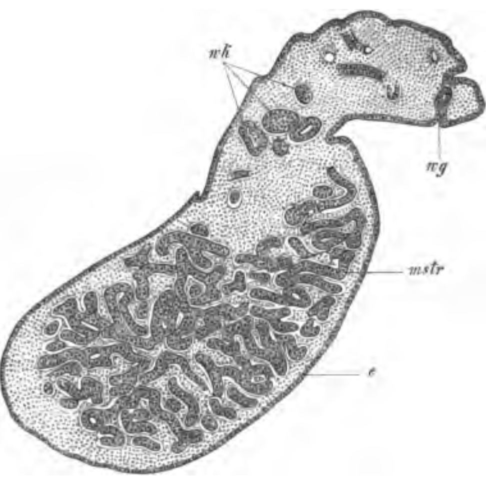


Fig. 288.

Fig. 287. Querschnitt aus der unteren Hälfte des Hodens eines menschlichen Embryo von $3\frac{1}{2}$ Monaten (No. 143) vergr. Länge des Hodens 1,8 mm. *i* interstitielle Zellen; *a* *Albuginea*; *e* Epithel; *s* Samenkanälchen; *g* Gefäß; *mo* *Mesorchium*; *wg* WOLFFscher Gang; *mg* MÜLLERscher Gang an der lateralen Seite des Hodens.

Fig. 288. Schnitt durch das Ovarium eines menschlichen Embryo von 8 Wochen und 21 mm Länge. *e* Keimepithel; *mstr* Markstränge; *wk* Reste des *Corpus Wolffianum*; *wg* WOLFFscher Gang.

cher erkennbar ist, besitzt er eine deutliche *Albuginea* und ein niedriges Keimepithel.

Anmerkung. Beim Menschen fand ich in der neunten und zehnten Woche die Samenkanälchen als gerade, radiär vom *Hilus* ausstrahlende Zellenstränge von 45—69 μ. Am Ende des dritten und im vierten Monate treten Schlängelungen und Teilungen auf und messen die Stränge 36—72 μ (Fig. 287). Bemerkenswert ist um diese Zeit die ungemeine Entwickelung der interstitiellen, von Leydig bei Säugern, von mir beim Menschen aufgefundenen Zellen, die alle Samenkanälchen in dichten Zügen umgeben und viel größere Elemente zeigen als diese. Doch vermag ich vorläufig, diesen Zellen keine größere Bedeutung zuzuschreiben, wie dies M. Nussbaum versucht hat (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18). In den Samenkanälchen waren einzelne spärliche Zellen etwas größer als die andern, immerhin nicht derart, dass man Veranlassung hatte, dieselben als eiähnliche Bildungen anzusehen (Balbiani), die mir aus Samenkanälchen von Säugern ebenfalls unbekannt sind.

Eierstock.

Die histologische Entwickelung des Eierstockes anlangend, so treten in demselben vor der Eibildung eigentümliche gewundene und verästelte Zellenstränge, die sogenannten Markstränge, auf, die wahrscheinlich vom Wolffschen Körper abstammen und von mir schon bei menschlichen Embryonen von 15 mm gesehen wurden (Fig. 288). Was die Bildung der Eier betrifft, so kann jetzt als ausgemacht angesehen werden, dass dieselben Abkömmlinge des Keimepithels des embryonalen Ovariums sind, welches mit einzelnen Abschnitten wuchernd in das Innere des Eierstockes eindringt und aus seinen Elementen die Eier liefert. Zweifelhaft ist dagegen die Bildung der Graafschen Follikel. Waldeyer und viele andere leiten dieselben ebenfalls vom Keimepithel ab und lassen einen Teil der Wucherungen desselben zu Eizellen, einen andern Teil zu Umhüllungs- oder Follikelzellen sich gestalten. Ich dagegen (und auch Rouget) habe bei jungen Hunden gefunden, dass die Follikelzellen von den von Waldeyer zuerst beobachteten Marksträngen und Kanälen im Innern des Ovariums aus sich bilden. Beide Bildungsweisen sind übrigens nicht so verschieden, wie es auf den ersten Blick erscheint, indem ja auch die Kanälchen des Wolffschen Körpers ebenso wie das Keimepithel in letzter Linie auf das Bauchhöhlenepithel zurückzuführen sind, und halte ich es wohl für möglich, dass bei den einen Geschöpfen diese, bei den andern jene Bildungsweise der Follikel sich findet. Man vergl. auch E. v. Beneden (Ovaire des mammifères in Arch. d. Biol., Bd. I), der die Drüsenstränge des Ovariums bei Vespertilio murinus sehr entwickelt antraf, aber keine Beziehungen derselben zu den Eiern auffinden konnte, die ganze Angelegenheit jedoch noch nicht für spruchreif hält.

§ 51.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen.

Wir kommen nun zur Schilderung der Entwickelung der **Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen** und haben hier vor allem von einem Kanale zu handeln, der einige Zeit nach der Entstehung der Urniere in der ganzen Länge neben dem Wolffschen Gange entsteht und gewöhnlich der **Müllersche Gang** heißt. Dieser Kanal liegt, wenn vollkommen ausgebildet, erst an der lateralen und dann an der ventralen Seite des Wolffschen Ganges vor der Primordialniere und er-

Müllerscher Gang oder Geschlechtsgang.

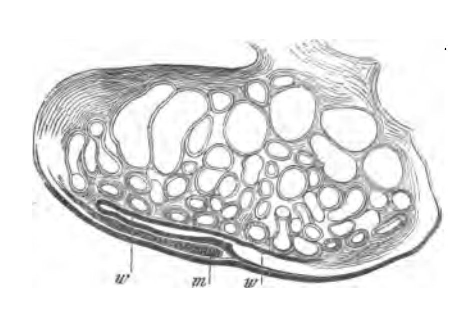


Fig. 289.

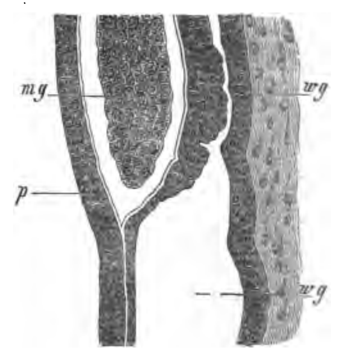


Fig. 290.

streckt sich wie dieser bis ans obere Ende der Drüse (Fig. 286, *m'*). Am unteren Ende der Primordialniere wenden sich die Müllerschen oder Geschlechtsgänge, wie dieselben auch heißen können, an die mediale und dann an die dorsale Seite der Wolffschen Gänge, kommen hierbei nebeneinander zu liegen und münden dicht beisammen unterhalb der Harnblase in den *Sinus urogenitalis* ein. Die Entwickelung dieser Müllerschen Gänge, die, wenn sie ganz ausgebildet sind, wie die Wolffschen Gänge in der Peritonealhülle der Wolffschen Körper drin liegen, ohne eine abgegrenzte Faserhaut erkennen zu lassen, und von einem cylindrischen, einschichtigen Epithel ausgekleidet sind, ist eine sehr eigentümliche. Dieselben entstehen nämlich nach der Entdeckung von Born-

Fig. 289. Querschnitt des Wolffschen Körpers eines Kaninchenembryo von 1,7 cm, nicht weit vom unteren Ende, 30mal vergrößert. *w* Wolffscher Gang; *m* Ende des Müllerschen Ganges.

Fig. 290. Die Endigungsstelle des Müllerschen Ganges der Fig. 289, 270mal vergr. *w* Wolffscher Gang über und an der Endigungsstelle des Müllerschen Ganges *mg* mit einem Lumen von 26 μ bis zu 3,8 μ und einer Wand von 7,6—18,0 μ; *wg'* Wolffscher Gang unterhalb dieser Stelle 38—41 μ weit.

HAUPT beim Hühnerembryo dadurch, dass das Peritonealepithel am vorderen Ende des WOLFFschen Körpers eine trichterförmige Einstülpung bildet, welche, mit ihrer Spitze in einer oberflächlichen Falte des WOLFFschen Körpers, der Tubenfalte (BRAUN), gelegen, längs des WOLFFschen Ganges nach dem Becken zu wuchert und endlich am achten Tage in die Kloake sich öffnet. An der Mündung des MÜLLERschen Ganges in die Bauchhöhle ist das Peritonealepithel verdickt und eine ähnliche Verdickung zeigt sich auf der ganzen Leiste, in welcher der MÜLLERsche Gang liegt, doch lässt sich keine Beziehung dieser Verdickung zur Bildung des Ganges nachweisen, obschon dieselbe schwindet, nachdem der Gang ausgebildet ist. — Diese Beobachtungen haben sich für die Reptilien (BRAUN) und für die Säuger (EGLI, ich) bestätigen lassen, und zeigen die letzteren sehr deutlich (Fig. 289), dass der MÜLLERsche Gang später an seinem wuchernden Ende solid ist und in diesem Zustande sich fortbildet. Die MÜLLERschen Gänge nun sind offenbar eigentlich die Ausführungsgänge der Sexualdrüsen beider Geschlechter, um so auffallender ist es, dass dieselben nur beim weiblichen Geschlechte wirklich zu dieser Funktion sich ausbilden, während sie beim männlichen Geschlechte fast spurlos vergehen und ihre Rolle von den Urnierengängen oder den WOLFFschen Kanälen übernommen wird.

Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen beim männlichen Geschlechte.

Betrachten wir nun zuerst das männliche Geschlecht als dasjenige, welches, wenn man so sagen darf, mit einfacherem Material seine ausführenden Teile erzeugt. Der MÜLLERsche Gang ist hier bei Tieren zur Zeit, wo die Geschlechtsöffnung schon ganz deutlich ausgeprägt ist, anfangs noch vorhanden (Fig. 286). Bald aber schwinden die MÜLLERschen Gänge von oben nach unten und erhält sich von denselben entweder gar nichts, wie ich beim Kaninchen finde, oder nur das unterste Stück, welches zu dem sogenannten *Uterus masculinus* (der *Vesicula prostatica* des Menschen) sich gestaltet.

Uterus masculinus.

Mit Bezug auf diesen Überrest der eigentlichen Geschlechtsgänge der männlichen Geschöpfe ist zweierlei hervorzuheben und zwar fürs erste die Verschmelzung, welche die MÜLLERschen Gänge an ihrem untersten Ende erleiden, so dass sie später nur mit einer Öffnung in den *Sinus urogenitalis* einmünden. So waren bei dem in Fig. 286 dargestellten männlichen Rindsembryo die MÜLLERschen Gänge unten ganz und gar zu einem *Uterus masculinus* verschmolzen (Fig. 291), während ihr oberer Teil schon den Beginn der Atrophie zeigte, welcher derselbe endlich erliegt. Der Überrest der MÜLLERschen Gänge beim männlichen Geschlechte zeigt zweitens eine sehr verschiedene Ausbildung bei verschiedenen Gattungen. Während nämlich diese Gänge beim Kaninchen ganz vergehen und beim Menschen nur in der rudimentärsten Form sich zeigen, finden sie sich, wie namentlich

E. H. Webers Untersuchungen gelehrt haben, bei andern Geschöpfen, wie z. B. bei Karnivoren, Wiederkäuern u. a., als größere, am Grunde der Blase mehr oder weniger weit hinaufreichende Bildungen, die selbst in der Gestalt den Teilen ähnlich sind, denen sie beim weiblichen Tiere entsprechen, nämlich der Scheide und dem *Uterus*, und z. B. mit zwei Ausläufern analog den Uterushörnern getroffen werden. Allein auch bei der größten Ausbildung spielen diese Reste der Müllerschen Gänge keine wesentliche Rolle und geht der Samenleiter aus dem Wolffschen Körper und seinem Gange hervor.

Anmerkung. Gasser fand vor kurzem im Samenstrange eines Knaben des ersten Jahres einen vom Kopfe des Nebenhodens bis zum *Annulus inguinalis internus* neben dem Samenleiter verlaufenden engen Kanal. Hier verließ er das *Vas deferens* und zog mit den *Vasa spermatica* bis gegen die *Synchondrosis sacro-iliaca*, wo er gegen das kleine Becken sich wandte und dem Auge sich entzog. Gasser deutet diesen Gang als Rest des Müllerschen Ganges, womit ich übereinstimme. Ich fand bei einem männlichen Embryo des vierten Monates die Müllerschen Gänge zu unterst in der *Prostata* verschmolzen (*Uterus masculinus*), aber noch ohne Mündung in den *Canalis urogenitalis*. Hierauf fehlten dieselben längs des Samenleiters, kehrten aber am Hoden wieder, wo sie ziemlich in dessen ganzer Länge vorhanden waren. Es könnte somit leicht sein, dass von diesen Gängen mehr sich erhält, als man bisher wusste.

Bei menschlichen Embryonen leitet sich die Verbindung der Wolffschen Gänge mit dem Hoden im dritten Monate ein und zwar in der Art, dass eine gewisse Zahl der oberen Kanälchen der Urniere sich mit den Hodenkanälchen vereinigen und zum Kopfe des Nebenhodens und (?) zum *Rete Halleri* gestalten, während die unteren durch Atrophie verloren gehen; doch bilden sich diese Verhältnisse keineswegs rasch aus. Bei Embryonen der elften bis zwölften Woche nämlich enthält der Kopf des Nebenhodens nur gerade Kanäle von 36—45 μ Durchmesser, und findet sich von dem Körper und der *Cauda* der *Epididymis* noch keine Spur, vielmehr kommt vom Nebenhodenkopfe, gerade wie früher von der Urniere, ein gerader Kanal von 0,45 mm Breite, der das *Vas deferens* und den Nebenhodenkanal zugleich darstellt. Um dieselbe Zeit sah ich auch noch einen ganz deutlichen Rest der Urniere mit gefäßhaltigen Malpighischen Körperchen zwischen dem Samenleiter und Hoden, der jedoch seine Verbindung mit dem ersteren aufgegeben hatte und auch mit dem Hoden nicht zusammenhing. Die weiteren Veränderungen habe ich nicht im Zusammenhange verfolgt und kann ich nur so viel sagen, dass im vierten und fünften Monate an den mit dem Hoden verbundenen Kanälchen der Urniere die Windungen sich ausbilden, durch welche dieselben zu den *Coni vasculosi* sich gestalten, sowie dass in dieser Zeit auch der übrige Teil des Nebenhodens sich anlegt. Die Zahl der mit dem Hoden

sich vereinigenden Kanäle der Urniere ist übrigens sehr wechselnd, da, wie bekannt, die Zahl der *Coni vasculosi* nichts weniger als beständig ist, und ebenso scheint auch das Schicksal der übrigen Kanälchen der Urniere mannigfachen Abänderungen ausgesetzt zu sein. Mit Recht deutet Kobelt (Der Nebeneierstock des Weibes, Heidelberg 1847) die *Vasa aberrantia* des Nebenhodens als nicht untergegangene Kanälchen der Urniere, die jedoch keine Verbindung mit der Geschlechtsdrüse eingegangen sind, und schreibt dieselbe Bedeutung auch gewissen nicht beständigen gestielten Cysten am Kopfe des Nebenhodens zu, die auch in Gestalt von *Vasa aberrantia* vorkommen, mit welchen jedoch die bekannte ungestielte Morgagnische Cyste an derselben Stelle nicht zu verwechseln ist, die von demselben Autor als ein Rest des obersten Endes des Müllerschen Ganges aufgefasst wird. Von Neueren deutet Fleischl die ungestielte Cyste als ein rudimentäres *Ovarium masculinum* und Waldeyer als Homologon der *Pars infundibuliformis tubae*, weil auf derselben, wie Fleischl gefunden und ich bestätigen kann, Flimmerepithel vorkomme und dieselbe oft wie ein *Ostium abdominale tubae* im kleinen darstelle. Was mich betrifft, so möchte ich mich mit Hinsicht auf alle Cysten am Kopfe des Hodens der Zurückhaltung von Roth anschließen und ohne genaue embryologische Nachweise, die bisher fehlen, eine Deutung der fraglichen Cysten nicht vornehmen (man vergl. auch die neueste Arbeit Roths, Über einige Urnierenreste beim Menschen, in der Basler Festschrift zum Würzburger Jubiläum). — Ein ganz selbständiger Rest des Wolffschen Körpers ist unzweifelhaft das Organ von Giraldès am oberen Ende des Hodens (s. mein Handbuch der Gewebel., 5. Aufl., S. 537).

Alles zusammengenommen ergibt sich mithin, dass der Kopf des Nebenhodens aus der Urniere selbst, der übrige Teil des Nebenhodens und der Samenleiter aus dem Wolffschen Gange hervorgehen, während der Müllersche Gang in der Regel bis auf den *Uterus masculinus* und vielleicht die ungestielte Cyste an der *Epididymis* vergeht.

Bei männlichen Hühnerembryonen schwindet nach Bornhaupt der Müllersche Gang nach dem zwölften Tage vollständig, nachdem er vom sechsten bis zum elften Tage in guter Entwickelung vorhanden war.

Mit Bezug auf den Samenleiter ist nun noch ein Punkt hervorzuheben, der zuerst durch Thiersch (Illustr. med. Zeitschrift, 1852, S. 12) Berücksichtigung gefunden hat. Die Urnierengänge, aus denen dieselben sich hervorbilden, laufen bei männlichen Embryonen gesondert bis an den Eingang des Beckens, hier jedoch vereinigen sich dieselben hinter der Blase mit ihren starken bindegewebigen Umhüllungen zu einem einzigen Strange, den man mit Thiersch **Genitalstrang** heißen

Genitalstrang.

kann, und mit ihnen fließen zugleich auch die MÜLLERschen Gänge zusammen, so dass zu einer gewissen Zeit der männliche Genitalstrang vier Kanäle enthält. Dann verschwinden die MÜLLERschen Gänge im oberen Ende des Genitalstranges und fließen im unteren Teile desselben zum *Uterus masculinus* zusammen, und während dies geschieht, weiten sich die Urnierengänge, die immer getrennt bleiben, aus und stellen nun die *Vasa deferentia* dar. Diese sind jedoch anfangs nicht voneinander gesondert, sondern stellen zwei in dem einfachen Genitalstrange enthaltene Epithelialröhren dar, wie dies Fig. 291 von dem in Fig. 286 dargestellten männlichen Rindsembryo zeigt. Erst später scheiden sich diese Röhren, stärker wachsend, nach und nach in zwei besondere Gänge, indem jedes Epithelialrohr sich einen Teil des ursprünglichen Genitalstranges aneignet. Diese Entwickelung der Samenleiter ist deswegen bemerkenswert, weil sie, wie später gezeigt werden wird, eine ursprüngliche Übereinstimmung in dem Verhalten der Ausführungsgänge der Urnieren und der MÜLLERschen Gänge bei beiden Geschlechtern darthut, denn auch beim weiblichen Geschlechte findet sich ein Genitalstrang von demselben Baue, allein hier teilt sich derselbe nur in den seltensten Fällen (bei Tieren mit doppeltem Uterus und doppelter Scheide) in zwei Stränge, sondern bleibt meist einfach bestehen, so jedoch, dass in ihm allerdings nicht die Urnierengänge, sondern gerade umgekehrt die MÜLLERschen Kanäle sich erhalten. — Die Samenbläschen sind einfach Auswüchse der untersten Enden der Samenleiter. Dieselben bilden sich im dritten Monate und sind noch am Ende desselben einfache birnförmige hohle Anhänge des Samenleiters von kaum mehr als 1 mm Länge.

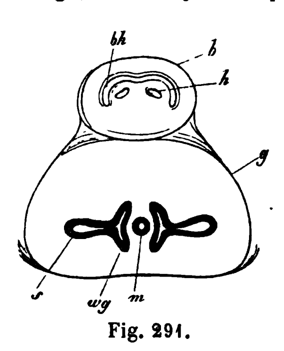


Fig. 291.

Samenbläschen.

Bildung der Ausführungsgänge beim weiblichen Geschlechte.

Der weibliche Geschlechtsapparat charakterisiert sich gegenüber dem männlichen bei der Bildung der Ausführungsgänge dadurch, dass bei ihm die Urniere keine weitere Bedeutung erlangt, sondern mit Ausnahme eines kleinen Restes schwindet, der zum Teil als ROSENMÜLLERsches Organ schon lange beim Neugeborenen bekannt ist und von KOBELT auch beim erwachsenen Weibe als beständig und als Analogon

Fig. 291. Querschnitt durch den unteren Teil des Genitalstranges und Blase des männlichen Rindsembryo der Fig. 286, etwa 18mal vergr. *b* Harnblase; *bh* halbmondförmiges Lumen derselben; *h* Harnleiter; *g* Genitalstrang; *m* MÜLLERsche Gänge verschmolzen (*Uterus masculinus*); *wg* Urnierengänge oder Samenleiter; *s* Anlagen der Drüsen der Samenleiter oder der Prostata.

des Nebenhodens nachgewiesen und mit dem Namen des **Nebeneierstockes** bezeichnet wurde. Was die Urnierengänge anlangt, so erhalten sich dieselben bei gewissen weiblichen Säugetieren (Schweinen, Wiederkäuern) und heißen die **GARTNERschen Gänge**, deren Bedeutung zuerst von JACOBSON (Die OKENschen Körper oder die Primordialnieren, Kopenhagen 1830) und später auch von KOBELT nachgewiesen wurde. Beim Menschen habe ich schon früher (1. Aufl. m. Entw., S. 447) noch bei reifen Embryonen deutliche Reste der Urnierengänge im *Lig. latum* gefunden, und BEIGEL hat bei älteren Embryonen auch in der Wand des Uterus die WOLFFschen Gänge entdeckt (Fig. 292). R. GEIGEL sah diese Kanäle beim sechs Monate alten Embryo in der Wand der Scheide und DOHRN im *Cervix uteri* und der oberen Hälfte der *Vagina*. Vor kurzem endlich hat C. RIEDER (VIRCHOWS Arch., Bd. 96) auch bei Erwachsenen je

Nebeneierstock.

GARTNERsche Gänge.



Fig. 292.

im dritten Falle Überreste der genannten Gänge gefunden und zwar entweder als Drüsengänge mit einer *Muscularis* oder nur als Muskelstränge ohne Epithel vorn und seitlich in der Uterus- und Scheidenmuskelschicht. Eine Ausmündung der Gänge, von denen der rechte häufiger vorkam, wurde nie beobachtet und ebenso fehlten dieselben immer in der unteren Hälfte der Scheide. Bemerkenswert sind Ausläufer und Ausbuchtungen der Gänge im Bereiche des *Cervix uteri*, wie sie auch die GARTNERschen Kanäle der Tiere zeigen, die der drüsigen Ampulle des *Vas deferens* entsprechen.

Geht so der eigentlichen Urniere beim weiblichen Geschlechte jede Beziehung zur Geschlechtssphäre ab, so treten dagegen die MÜLLERschen Gänge in ihr Recht ein und entwickeln sich zur **Scheide**, dem **Uterus** und den **Eileitern**. *Tuba* wird der Teil dieser Gänge, der am WOLFFschen Körper seine Lage hat, bis zu dem Punkte, wo das *Liga-*

Eileiter.

Fig. 292. Querschnitt durch den Uterus eines 7monatlichen menschlichen Embryo (Vergr. Ocul. III, Syst. 4 v. HARTNACK) nach einer von BEIGEL erhaltenen Zeichnung. *ww* WOLFFsche (GARTNERsche) Gänge.

mentum uteri rotundum an den ursprünglichen Urnierengang sich ansetzt, und sind die Veränderungen, die dieser Abschnitt, abgesehen von der Größenzunahme und den noch zu besprechenden Lageveränderungen, erfährt, einfach die, dass aus der primitiven Mündung am oberen Ende des Kanales, die erst glattrandig ist, allmählich das gefranste *Ostium abdominale* sich hervorbildet.

Entwickelung des Uterus und der Scheide.

Die Art und Weise, wie der Uterus und die Scheide sich entwickeln, ist folgende. Die Ausführungsgänge der Urnieren und die

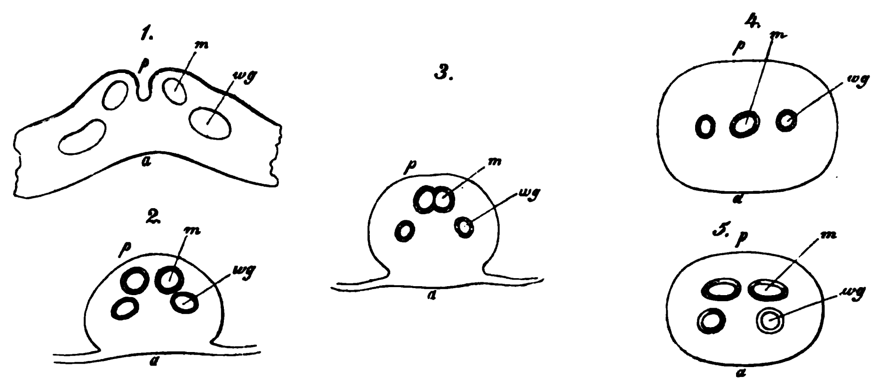


Fig. 293.

MÜLLERschen Gänge verbinden sich mit ihren unteren Enden bis zu ihrer Einmündung in den *Sinus urogenitalis* miteinander zu einem rundlich viereckigen Strange, dem Genitalstrange, in welchem vorn die beiden *Lumina* der Urnierengänge und hinten die der MÜLLERschen Kanäle sich finden. Beim weiblichen Embryo nun verschmelzen die MÜLLERschen Gänge in einen einzigen Kanal und dieser gestaltet sich dann im Laufe der Entwickelung zur Scheide und zum Körper des Uterus, während die Hörner desselben aus den nicht im Genitalstrange eingeschlossenen benachbarten Teilen der MÜLLERschen Gänge entstehen. Fig. 293 zeigt vom Rinde den Beginn dieser Vorgänge, und stellt sich als sehr bemerkenswert heraus, dass die MÜLLERschen Gänge in der Mitte des Genitalstranges zuerst verschmelzen, an beiden Enden desselben dagegen noch längere Zeit doppelt bleiben, ein Verhalten, das nun auch das

Fig. 293. Querschnitt durch den Genitalstrang des älteren weiblichen Rindsembryo der Fig. 286, 14mal vergr. 1. Vom oberen Ende des Stranges mit etwas schief getroffenen Gängen; 2. etwas weiter unten; 3. 4. von der Mitte des Stranges mit verschmelzenden und verschmolzenen MÜLLERschen Gängen; 5. vom unteren Ende desselben mit doppelten MÜLLERschen Gängen; *a* vordere, *p* hintere Seite des Genitalstranges; *m* MÜLLERscher Gang; *wg* WOLFFscher Gang.

Vorkommen von einem einfachen Uterus mit doppelter Scheide in pathologischen Fällen beim Menschen, sowie von einem einfachen *Uterus masculinus* mit zwei Öffnungen (Delphin) oder mit einer Scheidewand im unteren Teile (Esel) begreiflich macht. Bei älteren Embryonen findet man die MÜLLERschen Gänge auch oben und unten verschmolzen und in einen einzigen weiteren Genitalkanal, die Anlage der Scheide und des Körpers des Uterus, umgewandelt, welcher jetzt auch die Wand des Genitalstranges sich ganz angeeignet hat, jedoch immer noch die verkümmerten ganz kleinen Epithelialröhren der früheren Urnierengänge, die jetzt schon die GARTNERschen Kanäle heißen können, als ganz untergeordnete Teile mitten in seiner ventralen Wand zeigt (Fig. 294).

So viel von den Säugetieren. Was nun den Menschen anlangt, so hat DOHRN bei einem Embryo von 2,5 cm Länge die MÜLLERschen Gänge mit doppelten Mündungen gefunden, aber kurz oberhalb derselben verschmolzen, bis zur Stelle, wo die Genitalstränge auseinanderweichen, ebenso L. FÜRST bei Embryonen des dritten Monates (M. f. Geb. 1867). Ich fand bei einem Embryo von 21 mm Länge die MÜLLERschen Gänge doppelt, doch waren dieselben nur bis zur Höhe der Ureterenmündung ausgebildet und hatten keine Mündungen. Ein Embryo von $3^1/_2$ Monaten zeigte die MÜLLERschen Gänge zu *Uterus* und *Vagina* verschmolzen, doch endete die Scheide blind in der Höhe der Einmündung der WOLFFschen Gänge in den *Sinus urogenitalis*. Somit scheinen beim Menschen die MÜLLERschen Gänge sehr langsam nach unten zu wuchern (s. auch S. 426). — Ein Embryo von 15 mm hatte noch keine MÜLLERschen Gänge, obschon die Geschlechtsdrüse als Ovarium anzusprechen war. — Der Uterus des Menschen ist im dritten Monate zweihörnig und wandelt sich nur allmählich in ein einfaches Organ um.

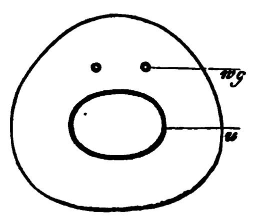


Fig. 294.

Sinus urogenitalis.

Die MÜLLERschen Gänge münden, wie wir schon früher angaben, anfänglich in den untersten Teil der Harnblase ein und zwar unmittelbar vor den WOLFFschen Gängen und ziemlich in einer Linie mit denselben, während die Harnleiter höher oben sich ansetzen. Das letzte Stück der Harnblase von der Einmündung der genannten Urnieren- und Geschlechtsgänge an, das seit J. MÜLLER mit dem Namen des *Sinus urogenitalis* bezeichnet wird, verkürzt sich nun im Laufe der Entwickelung

Fig. 294. Querschnitt durch den 1,31 mm breiten, 1,22 mm dicken Genitalstrang eines weiblichen Rindsembryo von 3″ 4‴, 22mal vergr. *u* Uterus (verschmolzene MÜLLERsche Gänge), 0,61 mm breit, 0,45 mm tief; *wg* GARTNERsche (WOLFFsche) Gänge, 28 μ breit.

immer mehr, während zugleich die angrenzenden Teile des Harnapparates zur *Urethra* und die MÜLLERschen Gänge zur Scheide und zum Uterus sich ausbilden, und so wird es dann zuwege gebracht, dass am Ende Harn- und weiblicher Geschlechtsapparat nur an den allerletzten Enden in dem sogenannten Vorhofe der Scheide miteinander verbunden sind. Die besagte Verkürzung ist übrigens nur als eine scheinbare aufzufassen und kommt dadurch zustande, dass der ursprüngliche *Sinus urogenitalis* weniger wächst als die übrigen Teile und so am Ende nur als ein kurzer Raum erscheint. Dass dem wirklich so ist, lässt sich für den Menschen leicht beweisen. Bei einem dreimonatlichen menschlichen Embryo (Fig. 295, 1) misst der *Sinus urogenitalis* 2,3 mm in der Länge und erscheint als ein weiterer, die Harnblase und Harnröhre — die übrigens jetzt noch nicht als ein besonderer Teil zu unterscheiden ist — unmittelbar fortsetzender Kanal, in dessen Anfang die engere Scheide, die samt Uterus nur 3 mm lang ist, auf einer kleinen Erhöhung ausmündet. Beim vier Monate alten Embryo (Fig. 295, 2) ist das Verhalten der beiden Kanäle zu einander noch ganz dasselbe, Uterus und Scheide messen aber nun schon 6 mm, während der *Sinus urogenitalis* sich kaum vergrößert hat und nicht mehr als 2,5 mm beträgt. Im fünften und sechsten Monate erst ändert sich das Verhältnis der Kanäle zu einander, die Scheide wird weiter, und erscheint von nun an der *Sinus urogenitalis* als direkte Verlängerung derselben und die Harnröhre, die mittlerweile auch von der Blase sich abgegrenzt hat, als ein in die *Vagina* einmündender Kanal. Im sechsten Monate (Fig. 295, 3) beträgt der *Sinus urogenitalis*, der nun schon *Vestibulum vaginae* heißen kann, nur 3,5 mm, während die *Vagina* schon 11 mm und der Uterus 7 mm misst. Diese Zahlen genügen, um zu zeigen, dass der ursprüngliche *Sinus urogenitalis* nicht nur nicht schwindet, sondern sogar auch mit wächst; da aber die Scheide und der untere Teil der primitiven Harnblase, die zur Harnröhre wird, viel stärker wachsen, so erscheint derselbe später als ein untergeordneter Teil. Da ferner die Scheide später mehr sich ausweitet als die Harnröhre, so wird der *Sinus urogenitalis*, der anfänglich die

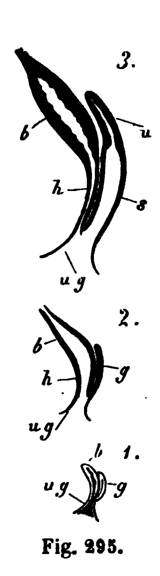


Fig. 295.

Fig. 295. *Sinus urogenitalis* und *Annexa* von menschlichen Embryonen in natürlicher Größe. 1. Von einem dreimonatlichen, 2. von einem viermonatlichen, 3. von einem sechs Monate alten Embryo. *b* Blase; *h* Harnröhre; *ug Sinus urogenitalis*; *g* Genitalkanal, Anlage von Scheide und Uterus; *s* Scheide; *u* Uterus.

unmittelbare Fortsetzung der Harnblase war, zuletzt wie zum Ende der Scheide, in das die Harnröhre einmündet.

Uterus; Vagina.

Uterus und Scheide bilden, wie aus der vorhin gegebenen Entwickelungsgeschichte klar geworden sein wird, ursprünglich nur einen Kanal und sieht man beim Menschen im dritten und vierten Monate keine Spur einer Trennung in demselben (Fig. 295, 1. 2). Erst im fünften und deutlicher im sechsten Monate beginnt der Uterus sich abzugrenzen, dadurch, dass an der Stelle des späteren *Orificium externum* ein leichter ringförmiger Wulst entsteht (Fig. 295, 3), der dann nach und nach in den letzten Monaten der Schwangerschaft zur Vaginalportion sich gestaltet. DOHRN lässt die *Portio vaginalis* im fünften Monate entstehen und R. GEIGEL sah im sechsten Monate wenigstens einen *Fornix vaginae* ausgebildet (l. c., Fig. 8). Von der Scheide ist noch zu bemerken, dass dieselbe in der Mitte der Schwangerschaft, um welche Zeit auch ihre Runzeln auftreten, d. h. im vierten bis sechsten Monate, keine Höhlung besitzt, sondern durch wucherndes Epithel verschlossen ist (R. GEIGEL), sowie dass das Hymen nichts anderes ist als eine Umbildung des ursprünglichen Wulstes, mit dem der Kanal in den *Sinus urogenitalis* hineinragt, mit andern Worten, das Hymen ist der in das *Vestibulum vaginae* vortretende unterste Teil der Wand der Scheide, die nach vorn in der Regel schmäler ist als an der entgegengesetzten Seite. Was den Uterus anlangt, so hat derselbe noch im fünften Monate Wände, die kaum dicker sind als die der Scheide, doch erscheinen schon in diesem Monate nach DOHRN Querfalten, die offenbar die des *Cervix* sind. Im sechsten Monate beginnen die Wandungen des Uterus vom *Cervix* (Länge des *Cervix* 7,25 mm, des Körpers 1,25 mm, R. GEIGEL) aus sich zu verdicken und diese Zunahme schreitet dann bis zum Ende der Schwangerschaft fort, so jedoch, dass, wie längst bekannt, um diese Zeit der *Cervix*, der etwa $^{2}/_{3}$ der Länge des ganzen Organes ausmacht, viel dicker ist als der Körper und der Grund.

Hymen.

§ 52.

Descensus ovariorum et testiculorum. Äußere Geschlechtsorgane.

Allgemeines über den *Descensus* der Geschlechtsdrüsen.

Wir haben nun noch eines Phänomens zu gedenken, das beim männlichen Geschlechte viel ausgeprägter sich findet als beim weiblichen, nämlich der Lageveränderung der Geschlechtsdrüse oder des Herabsteigens der Hoden und Eierstöcke, *Descensus ovariorum et testiculorum*. Hoden und Eierstöcke liegen anfangs in der Bauchhöhle an der ventralen und medialen Seite der Urnieren neben den Lendenwirbeln (Fig. 286), und verlaufen um diese Zeit auch ihre Gefäße einfach quer

von der *Aorta* aus und zur *Vena cava* herüber. Im weiteren Verlaufe nun rücken die Hoden, die wir für einmal allein ins Auge fassen wollen, allmählich abwärts, so dass sie im dritten Monate schon die Stellung einnehmen, die Fig. 296 zeigt. Für die weitere Schilderung des *Descensus* ist es nun nötig, zunächst von zwei besonderen Gebilden zu handeln, die zum Teil schon besprochen wurden, nämlich dem *Gubernaculum Hunteri* und dem *Processus vaginalis peritonei*. Das *Gubernaculum Hunteri* ist ein Gebilde, das ursprünglich dem Wolffschen Körper angehört (s. Fig. 286) und als Leistenband desselben von seinem Ausführungsgange gerade abwärts zur Leistengegend sich erstreckt. Sowie der Hoden entstanden und etwas mehr entwickelt ist, besitzt derselbe, wie schon oben angegeben wurde, einen Bauchfellüberzug und ein niedriges Gekröse, *Mesorchium*, und von diesem aus zieht sich dann eine Verlängerung teils aufwärts (Fig. 286), teils abwärts bis zu der Stelle des Urnierenganges, an die sein Leistenband sich anheftet. Mit dem Schwinden und der Metamorphose des Wolffschen Körpers und dem Größerwerden des Hodens schwinden die beiden Falten des Hodens und kommt derselbe dicht an den Wolffschen Gang, jetzt das *Vas deferens*, zu liegen, und von diesem Momente an erscheint das Leistenband der Urniere als ein zum männlichen Geschlechtsapparate gehöriger Teil und heißt jetzt *Gubernaculum Hunteri*. Untersucht man nun dasselbe im dritten bis sechsten Monate genauer, so ergibt sich, dass dasselbe einmal aus einem faserigen, 3—8 mm langen, 2—4 mm breiten Strange, dem eigentlichen *Gubernaculum*, und zweitens aus einer dasselbe von vorn und von den Seiten her umgebenden Bauchfellfalte wie einem Gekröse besteht. Beide diese Teile gehen bis zur Leistengegend herab und verlieren sich hier in dem sogenannten Scheidenfortsatze des Bauchfelles, *Processus vaginalis peritonei*. Dieser ist nichts anderes als eine Ausstülpung des Bauchfelles, welche schon im Anfange des dritten Monates ganz selbständig entsteht und allmählich zu einem die Bauchwand durchsetzenden und bis ins *Scrotum* sich erstreckenden Peritonealkanale sich gestaltet. Durch die Entwickelung dieser Ausstül-

Gubernaculum Hunteri sive testis.

Processus vaginalis peritonei.

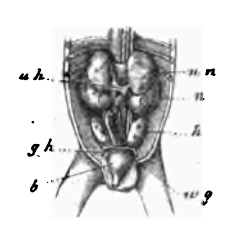


Fig. 296.

Fig. 296. Harn- und Geschlechtsorgane eines menschlichen Embryo von drei Monaten in natürlicher Größe. *nn* Nebennieren; *uh Cava inferior;* *n* Niere; *h* Hoden; *gh Gubernaculum Hunteri;* *b* Harnblase. Außerdem sind der Mastdarm, die Ureteren und Samenleiter (*wg*) zu sehen. Hinter dem Mastdarme und zwischen den Nieren und Hoden ist eine längliche Masse, durch welche die *Art. mesenterica inferior* hervorkommt, die vielleicht zum *Sympathicus* gehört.

pung des Bauchfelles wird somit vor dem Durchtritte des Hodens der Leistenkanal gebildet und gleichzeitig entwickelt sich auch das scheinbar im *Processus vaginalis*, aber doch außerhalb seiner Bauchfellauskleidung gelegene HUNTERsche Leitband bis ins *Scrotum* herab, wo seine Fasern sich verlieren. Sind die Teile so vorgebildet, so rückt nun der Hoden mit seinem Bauchfellüberzuge bis an den Eingang des *Processus vaginalis*, in den er früher oder später, meist im siebenten Monate einzutreten beginnt, worauf er dann, allmählich in demselben vorrückend, bald ganz in ihm sich verliert, um endlich aus dem Leistenkanale, in dem er zuerst seine Lage hat, in das *Scrotum* herabzusteigen. Da nun, wie schon bemerkt, der Hoden seinen Bauchfellüberzug schon in den Scheidenkanal mitbringt, so erscheint letzterer, sobald der Hoden ins *Scrotum* herabgestiegen ist, in demselben Verhältnisse zu ihm wie beim Erwachsenen die freie Lamelle der *Vaginalis propria*, während die ursprüngliche Bauchfellbekleidung der Drüse die *Tunica adnata* darstellt, wie aus nebenstehendem Schema Fig. 297 hinreichend deutlich werden wird. Dasselbe lehrt zugleich auch, dass die Höhle der *Vaginalis propria* unmittelbar nach vollendetem *Descensus* durch einen Kanal, der immer noch der Scheidenkanal heißen kann, mit der Bauchhöhle in Verbindung steht. Die Zeit der Vollendung des *Descensus* ist eine verschiedene, doch findet man in der Regel noch vor dem Ende des Embryonallebens beide Hoden im *Scrotum*, in andern Fällen vollendet sich der *Descensus* erst nach der Geburt. Nicht selten ist es, dass beide Seiten etwelche Verschiedenheiten zeigen, und in Ausnahmefällen bleibt der eine oder der andere Hoden im Leistenkanale oder selbst in der Bauchhöhle stehen, welcher letztere Zustand als *Kryptorchidismus* bezeichnet wird. Sind die Hoden regelrecht herabgestiegen, so findet man bei Neugeborenen den Scheidenkanal noch offen, doch schließt sich derselbe bald nach der Geburt, wobei jedoch ebenfalls sehr häufig Unregelmäßigkeiten sich ergeben, so dass der Kanal auf größere oder kleinere Strecken, in seltenen Fällen selbst ganz sich offen erhält. Schließt sich derselbe regelrecht, so bleibt nicht selten ein Strang, das sogenannte *Ligamentum vaginale*, als Rest zurück.

Vaginalis propria.

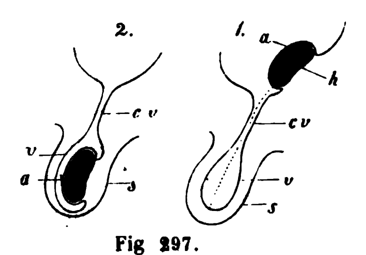


Fig 297.

Fig. 297. Schema zur Erläuterung des *Descensus testiculorum*. 1. Der Hoden am Eingange des Leistenkanales; 2. der Hoden im *Scrotum*; *h* Hoden; *a* Peritonealüberzug desselben, später *Adnata testis*; *cv* Scheidenkanal mit der Erweiterung *v* im *Scrotum s*, die später äußere Lamelle der *Vaginalis propria* wird.

Dem Bemerkten zufolge ist somit die *Vaginalis propria* ursprünglich ein Teil des Bauchfelles, jedoch in ihren beiden Lamellen von etwas verschiedener Herkunft. Die *Vaginalis communis* stammt vorzüglich von der *Fascia transversa* her (Bramann), die bei der Bildung des Scheidenfortsatzes des Bauchfelles mit sich auszieht und mit welcher auch einige Fasern der platten Bauchmuskeln herauswuchern, die auf das *Gubernaculum Hunteri* übergehen und später den *Cremaster* bilden (Bramann).

Vaginalis communis.

Cremaster.

Auch die von mir beschriebene sogenannte innere Muskelhaut des Hodens zwischen *Communis* und *Propria* scheint ein Rest des *Gubernaculum* zu sein, dessen physiologische Bedeutung nichts weniger als klar ist.

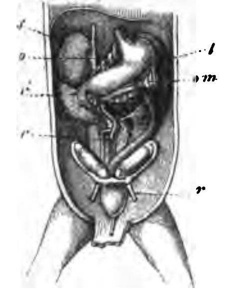


Fig. 298.

Descensus ovariorum.

Der *Descensus ovariorum* ist zwar viel weniger ausgeprägt als derjenige der Hoden, aber doch für den aufmerksamen Beobachter nicht zu übersehen. Auch die Eierstöcke liegen anfänglich an derselben Stelle, wo die Hoden (Fig. 286), und besitzen dieselben Beziehungen zum Bauchfelle. Namentlich findet sich auch hier schon zur Blütezeit der Wolffschen Körper am Urnierengange ein dem *Gubernaculum Hunteri* entsprechender Strang (das oben beschriebene Leistenband der Urniere), der später zum *Ligamentum uteri rotundum* wird. Mit dem Vergehen der Wolffschen Körper nun rücken die Eierstöcke ebenfalls gegen die Leistengegend herab, indem sie zugleich schief sich stellen, und wird dabei die Bauchfellbekleidung der Urnieren zum *Lig. uteri latum* oder eigentlich zuerst nur zum Fledermausflügel, während der vorhin erwähnte Strang vom Urnierengange, der schwindet, an den Müllerschen Gang zu liegen kommt. Hier sitzt derselbe gerade an der Stelle, wo die Tuba in den Uterus übergeht, und dies ist auch der Ort, von dem später das *Ligamentum rotundum* ausgeht. Dieses Band zeigt beim Weibe dieselben Beziehungen zum Leistenkanale wie beim Manne, und bildet sich bemerkenswerterweise auch hier in der Regel (unter 46 Fällen 28 mal, Niemann) ein *Processus vaginalis* (der auch der Kanal von Nuck heisst), der dann aber später spurlos schwindet, während bekanntlich das *Ligamentum uteri rotundum* in einer Lage sich erhält, die der ursprünglichen des *Gubernaculum Hunteri* vollkommen entspricht. Um wieder auf die Eierstöcke zurückzukommen, so bemerke

Ligamentum uteri rotundum.

Fig. 298. Ein Teil der Baucheingeweide eines dreimonatlichen weiblichen menschlichen Embryo, vergr. *s* Nebenniere; *o* kleines Netz; *r'* Niere; *l* Milz; *om* großes Netz; *c Coecum*; *r Lig. uteri rotundum*. Außerdem sieht man Blase, *Urachus*, *Ovarium*, *Tuba*, Uterusanlage, Magen, *Duodenum*, *Colon*.

ich noch, dass dieselben in sehr seltenen Fällen, ebenso wie die Hoden, in den Leistenkanal treten und selbst bis in die großen Schamlippen herausrücken können, womit dann, da diese dem *Scrotum* entsprechen, eine vollkommene Übereinstimmung beider Geschlechter hergestellt ist. In betreff der den Descensus der Hoden bewirkenden Momente verweise ich auf m. Entwicklg., 2. Aufl., S. 996, und bemerke hier nur so viel, dass derselbe unter Mithilfe des *Gubernaculum testis* wesentlich durch ein verschiedenes Wachstum der über und unter den Hoden gelegenen Teile bewirkt wird.

Entwickelung der äußeren Genitalien.

Zum Schlusse schildere ich nun noch die Entwickelung der äußeren Genitalien, bei welcher Gelegenheit wir auf eine sehr frühe Periode zurückzugehen haben. In der vierten Woche (s. Fig. 257, 299, 1) bemerkt man nahe am hinteren Leibesende eine einfache Öffnung, welche die gemeinsame Mündung des Darmes und des *Urachus* oder der späteren Harnblase darstellt, in welche auch die Urnierengänge einmünden und die aus diesem Grunde als Kloakenmündung bezeichnet wird, indem der letzte Abschnitt des Darmes nach der Vereinigung mit dem *Urachus* die Kloake heißt. Noch bevor eine Trennung dieser einfachen Öffnung in zwei, die Aftermündung und die Harngeschlechtsöffnung eintritt, erheben sich ungefähr in der sechsten Woche vor derselben ein einfacher Wulst, der Geschlechtshöcker und bald auch zwei seitliche Falten, die Geschlechtsfalten. Gegen das Ende des zweiten Monates tritt der Höcker mehr hervor und zeigt sich an seiner unteren Seite eine zur Kloakenmündung verlaufende Furche, die Geschlechtsfurche. Im dritten Monate prägen sich alle diese Teile besser aus und erscheint der Höcker nun schon deutlich als das spätere Geschlechtsglied, und ungefähr in der Mitte dieses Monates scheidet sich auch die Kloakenmündung in die zwei vorhin genannten Öffnungen durch einen Vorgang, der noch nicht genau ermittelt ist. Nach Rathke (Abhdl. z. Entw., I, 57) kommt die Trennung dadurch zustande, dass einmal an der Seitenwand der Kloake zwei Falten entstehen, die immer mehr vortreten, und zweitens auch die Stelle, wo der Mastdarm und der *Urachus* zusammenstoßen, vorwächst, bis endlich diese drei Teile sich vereinigen und so eine Scheidewand zwischen den betreffenden beiden Kanälen bilden. Bei Kaninchen bedingt, wie es scheint, das Vortreten der oben (S. 359) so genannten Peritonealfalte (Fig. 245, *r*) die Trennung der Kloake, was nicht notwendig auch für den Menschen gilt. Sei dem, wie ihm wolle, so ist so viel sicher, dass unmittelbar nach der Trennung die beiden Kanäle noch ganz dicht beisammen liegen, bald aber, im vierten Monate, eine dickere Zwischenwand zwischen ihnen sich entwickelt, womit dann die Bildung des Dammes gegeben ist.

Kloake.

Geschlechtshöcker.

Geschlechtsfalten.

Geschlechtsfurche.

Männliche äußere Geschlechtsteile.

Die weitere Ausbildung der äußeren Geschlechtsteile verfolgen wir nun bei beiden Geschlechtern für sich. Beim männlichen Embryo wandelt sich der Genitalhöcker in den *Penis* um, an dem schon im dritten Monate vorn eine kleine Anschwellung, die *Glans*, sich bildet und in der ersten Hälfte des vierten Monates die Genitalfurche verwächst. Um dieselbe Zeit vereinigen sich auch die beiden Genitalfalten zur Bildung des *Scrotum* (Fig. 300, 2). Eine Naht, die *Raphe scroti et penis*, die anfänglich ungemein deutlich ist und von der Spitze des Gliedes bis zur Ausöffnung verläuft, deutet die Stelle der Verschließung der Geschlechtsfurche an, und scheint mir das Vorkommen dieser Naht am Damme besonders auch für die oben erwähnte Ansicht von Rathke zu sprechen, in welchem Falle die Ränder der Genitalfurche als Fortsetzungen der Kloakenfalten aufgefaßt werden könnten. Mit der Schließung der Geschlechtsfurche gewinnt natürlich auf einmal der *Sinus urogenitalis* des männlichen Embryo eine bedeutende Länge und entsteht eine Verlängerung desselben, die im weiblichen Geschlechte ihresgleichen nicht hat. Von den weiteren Veränderungen der männlichen Zeugungsteile erwähne ich nur noch, dass die *Corpora cavernosa penis* (*et clitoridis*) in innigem Zusammenhange mit den Beckenknochen sich hervorbilden und ursprünglich ganz

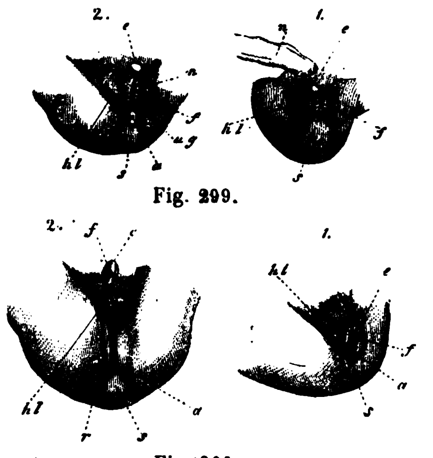


Fig. 299. Zur Bildung der äußeren Genitalien des Menschen, nach Ecker. 1. Unteres Leibesende eines Embryo der achten Woche, 2mal vergrößert. *e Glans* oder Spitze des Genitalhöckers; *f* Genitalfurche, rückwärts zu einer Öffnung führend, die um diese Zeit auch die des Mastdarmes ist, mithin eine Kloakenmündung darstellt; *hl* Genitalfalten; *s* schwanzartiges Leibesende; *n* Nabelstrang. 2. Von einem $1'' 2'''$ langen, etwa zehn Wochen alten weiblichen Embryo. *a* After; *ug* Öffnung des *Sinus urogenitalis*; *n* Ränder der Genitalfurche oder *Labia minora*. Die übrigen Buchstaben wie bei 1.

Fig. 300. Zur Entwickelung der äußeren Genitalien, nach Ecker. 1. Von einem $1''$ langen Embryo, 2mal vergr., ein Stadium darstellend, das dem der Fig. 299, 2 vorangeht, bei dem das Geschlecht noch nicht entschieden ist. 2. Von einem männlichen Embryo von $2''\ 1^1/_2'''$ vom Ende des dritten Monates. Buchstaben wie bei Fig. 299. Bei 2. ist die Genitalfurche geschlossen in der Naht *r* des *Penis*, *Scrotum* und *Perineum*.

doppelt sind, und dass das *Praeputium* im vierten Monate entsteht und vom fünften Monate an mit der *Glans* verklebt. Die *Prostata* legt sich im dritten Monate an und ist im vierten Monate schon sehr deutlich. Dieselbe ist anfänglich nichts als eine Verdickung der Stelle, wo Harnröhre und Genitalstrang zusammentreffen, mit andern Worten, des Anfanges des *Sinus urogenitalis*, an der die ringförmige Anordnung der Fasern äußerst deutlich ist. Die Drüsen der *Prostata* wuchern im vierten Monate vom Epithel des Kanales aus in die Fasermasse hinein und bilden sich wie die Speicheldrüsen. Um dieselbe Zeit und in der nämlichen Weise bilden sich auch die BARTHOLINIschen und COWPERschen Drüsen, von denen die ersteren im sechsten Monate (s. R. GEIGEL in Würzb. Verh., B. 17, Taf. II, fig. 7) schon sehr gut entwickelt (1,2 mm groß) und mit Sekret gefüllt sind.

Prostata.

Die weiblichen äußeren Genitalien charakterisieren sich dadurch, dass bei ihnen die Geschlechtsfurche und die Geschlechtsfalten nicht verwachsen und daher der *Sinus urogenitalis* ganz kurz bleibt. Die Genitalfalten werden zu den großen Schamlippen, die Ränder der Genitalfurche zu den *Labia minora*, von welchen aus dann auch eine Falte um die *Glans* des lange unverhältnismäßig groß bleibenden Geschlechtsgliedes oder der *Clitoris* sich herumbildet, welche im vierten Monate mit der *Glans* verklebt (R. GEIGEL). Eine Naht findet sich hier nur am Damme und auch diese nicht so bestimmt wie beim andern Geschlechte.

Äußere weibliche Genitalien.

Aus der ganzen Schilderung über die Entwickelung der Geschlechtsteile heben wir nun zum Schlusse noch das bemerkenswerte Resultat hervor, dass bei dem einen wie bei dem andern Geschlechte in der ursprünglichen Anlage Teile sich finden, welche beiden Geschlechtern angehören. Abgesehen von der Geschlechtsdrüse, deren ursprünglichen Indifferentismus wir oben schon betonten, findet sich auch beim männlichen Embryo der MÜLLERsche Gang in seiner ganzen Länge, und beim weiblichen Fötus ist der WOLFFsche Körper und sein Ausführungsgang vollkommen ebenso entwickelt wie beim andern Geschlechte. Demzufolge sind beim männlichen Typus Teile in der Anlage vorhanden, aus denen möglicherweise Eileiter, Uterus und Scheide sich entwickeln könnten, und ebenso besitzt der weibliche Fötus Gebilde, die ein nebenhodenartiges Organ und einen Samenleiter liefern könnten, und ferner wäre es möglich, dass bei einem und demselben Individuum die eine Geschlechtsdrüse zum Hoden und die andere zum Eierstock sich gestaltete. In der That sehen wir auch, dass der Mann in seinem *Uterus masculinus* wenigstens einen rudimentären weiblichen Geschlechtskanal und das Weib im Nebeneierstock ein Homologon des Nebenhodens, und dass

Vergleichung beider Geschlechter.

gewisse Tiere in den Gartnerschen Gängen auch Repräsentanten der Samenleiter besitzen. Noch ausgeprägter sind diese Verhältnisse bei gewissen hermaphroditischen Bildungen und sind unter diesen besonders jene bemerkenswert, von denen die Würzburger pathologisch-anatomische Sammlung einen ausgezeichneten, von Dr. von Franqué in v. Scanzonis Beiträgen, Bd. IV, beschriebenen Fall besitzt, in dem neben ausgeprägten männlichen Geschlechtsteilen eine in die *Pars prostatica urethrae* einmündende Scheide und ein gut ausgebildeter Uterus samt Eileitern sich finden. Den Daten der Entwickelungsgeschichte zufolge kann es nun auch nicht befremden, dass es wenn schon seltene Fälle gibt, in denen auf der einen Seite das eine, auf der andern Seite das andere Geschlecht ausgebildet ist. Ein sehr bemerkenswertes Beispiel der Art wird mein Schüler, Herr Reuter, demnächst von einem Schweine beschreiben, bei dem auf der einen Seite ein Hoden mit Nebenhoden und Samenleiter, auf der andern ein Ovarium mit Tuba und Uterus vorhanden war und die übrigen Teile dem weiblichen Typus folgten. — Was die äußeren Geschlechtsteile betrifft, so ist die ursprüngliche Übereinstimmung derselben so groß, dass es sich leicht begreift, dass auch hier mannigfache Zwischenstufen vorkommen, unter denen diejenigen die häufigsten sind, bei denen bei männlichem Typus der übrigen Teile äußerlich Spaltbildungen mit weiblichem Gepräge sich finden, die so weit gehen können, dass die Entscheidung über das Geschlecht eine äußerst schwierige wird.

Sachregister.

D.

E.

F.

G.

H.

I.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

W.

Z.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

